

THÈSE

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES
DE L'UNIVERSITÉ DE BESANÇON

pour obtenir le

DIPLOME de DOCTEUR en SCIENCES BIOLOGIQUES

Mention Biologie Végétale

par

Marie-Claire ROUGEOT

**Contribution à l'étude taxonomique des
Festuca gr. *Varia* Haenke des
Alpes Françaises**

Soutenue le **25** Novembre 1974 devant la Commission d'examen

MM. A. QUANTIN, Professeur

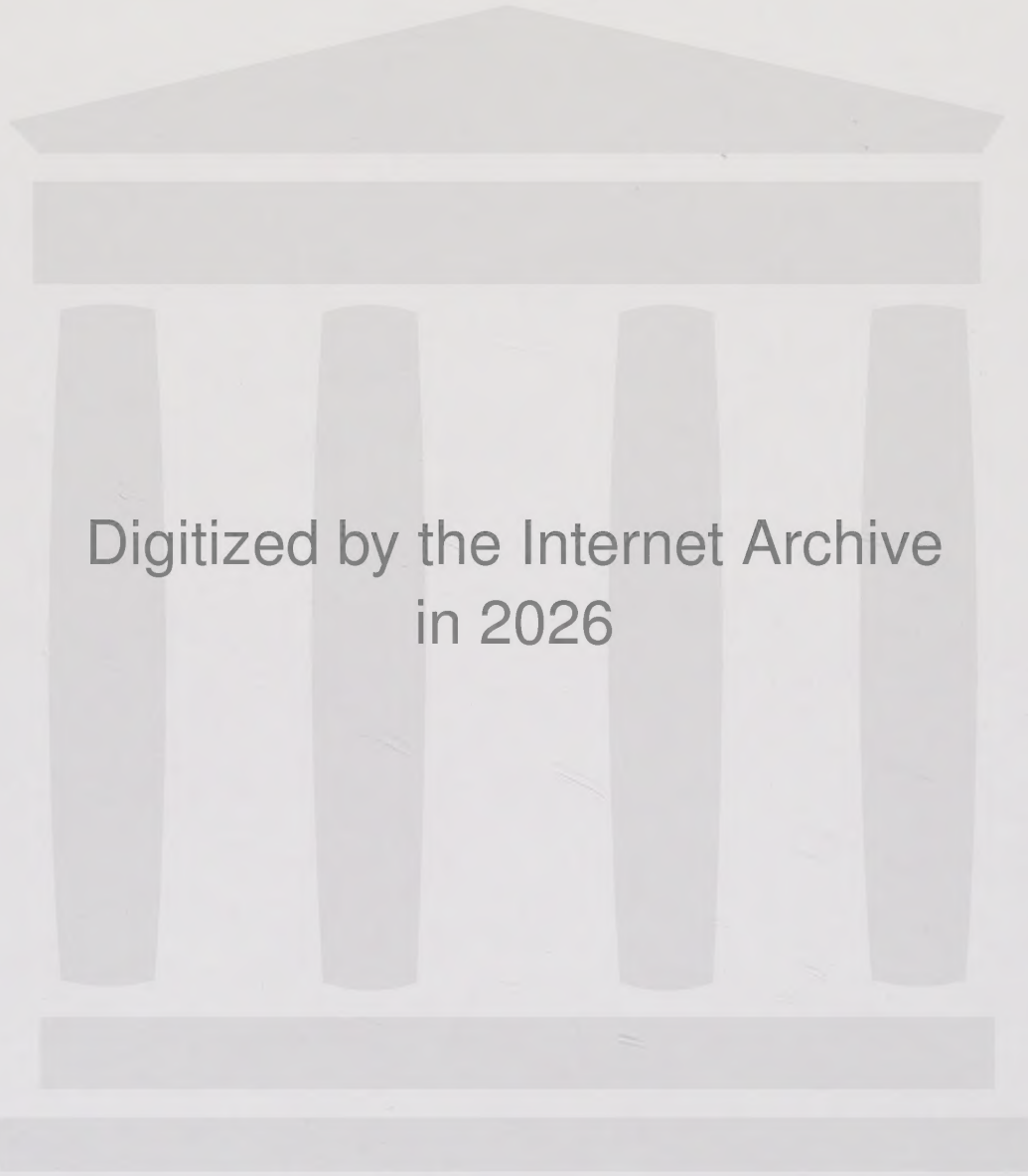
Président

M. BIDAULT, Maître de Conférences

B. MILLET, Chargé d'Enseignement

C. FAVARGER, Professeur à l'Université de Neuchâtel

} Examinateurs



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546611_0012

THÈSE

présentée

**A LA FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES
DE L'UNIVERSITÉ DE BESANÇON**

pour obtenir le

DIPLOME de DOCTEUR en SCIENCES BIOLOGIQUES
Mention Biologie Végétale

par

Marie-Claire ROUGEOT

Contribution à l'étude taxonomique des
***Festuca* gr. *Varia* Haenke des**
Alpes Françaises



Soutenue le

Novembre 1974 devant la Commission d'examen

MM. A. QUANTIN, Professeur

Président

M. BIDAULT, Maître de Conférences

B. MILLET, Chargé d'Enseignement

C. FAVARGER, Professeur à l'Université de Neuchâtel

} Examineurs

THE

A HISTORY OF THE

UNIVERSITY OF LEIDEN



OF THE

UNIVERSITY OF LEIDEN

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

CHAPITRE I

MATERIEL, METHODES ET TECHNIQUES 5

A. ORIGINE DU MATERIEL 6

B. METHODES ET TECHNIQUES 6

I. CARYOLOGIE 6

1) Examen des mitoses somatiques 6

2) Examen des méioses polliniques 9

II. ETUDE DE LA VARIATION MORPHOLOGIQUE 10

1) Analyse statistique : caractères morphologiques retenus 10

2) Analyse numérique 12

CHAPITRE II

ETUDE CARYOSYSTEMATIQUE	14
A. LA POLYPLOIDIE	15
I. POLYPLOIDIE ET SYSTEMATIQUE	18
II. TYPE DE POLYPLOIDIE	20
1) Etude des méioses	21
2) Répartition géographique des cytotypes	22
B. ETUDE DES CARYOTYPES	24
I. ETUDE DES CARYOGRAMMES DES DIFFERENTS CYTOTYPES	25
1) Caryogrammes de chaque cytotype	25
2) Comparaison entre les différents cytotypes	28
II. COMPARAISON DES CARYOGRAMMES DES CYTOTYPES TETRAPLOIDES CALCICOLES ET SILICICOLES	30
III. COMPARAISON DES CARYOGRAMMES DES FORMES PRUINEUSES ET NON PRUINEUSES DES CYTOTYPES	33
C. ETUDE DES CHROMOSOMES B	35
1) Chromosomes B dans les mitoses somatiques	36
2) Chromosomes B dans les méioses polliniques	38
<u>CONCLUSION A L'ETUDE CARYOSYSTEMATIQUE</u>	41

CHAPITRE III

ANALYSE DE LA VARIATION MORPHOLOGIQUE 43

A. ANALYSE DE LA VARIATION 44

I. VARIATION ENTRE LES INDIVIDUS D'UNE MEME POPULATION 44

1) Variation au niveau des épillets 45

2) Variation au niveau des caractères histotaxiques 49

II. VARIATION ENTRE LES DIFFERENTES POPULATIONS 53

1) Variation entre les populations d'un même cytotype 53

2) Variation entre les populations des trois cytotypes 55

III. ETUDE DE LA VARIATION EN RAPPORT AVEC LES CONDITIONS ECOLOGIQUES 62

IV. VARIATION ENTRE LES POPULATIONS PRUINEUSES ET NON PRUINEUSES 63

B. ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES 67

I. ANALYSE FACTORIELLE PORTANT SUR LES INDIVIDUS 67

II. ANALYSE FACTORIELLE PORTANT SUR LES POPULATIONS 69

CONCLUSION A L'ANALYSE DE LA VARIATION MORPHOLOGIQUE 71

RESUME ET CONCLUSIONS 73

BIBLIOGRAPHIE 78

AVANT-PROPOS

Il nous est très agréable, au début de ce mémoire, d'exprimer toute notre reconnaissance à Monsieur le Professeur BIDAULT qui nous a fait bénéficier, durant toute la durée de nos investigations, de sa grande expérience en Taxonomie végétale et a bien voulu récolter pour nous la plupart des échantillons qui ont fait l'objet de notre travail.

Nous exprimons toute notre gratitude à Monsieur le Professeur QUANTIN qui a accepté de présider ce jury.

Nous sommes particulièrement reconnaissant à Monsieur le Professeur FAVARGER qui a bien voulu, malgré ses lourdes tâches, juger notre mémoire en acceptant de participer à notre jury.

Monsieur MILLET, malgré des préoccupations scientifiques différentes et de nouvelles charges enseignantes particulièrement prenantes, a bien voulu participer à notre jury. Qu'il en soit ici vivement remercié.

Nous tenons aussi à remercier Monsieur Maurice ROUX qui a aimablement accepté de traiter à l'ordinateur du centre d'Orsay quelques-unes de nos matrices.

Nos remerciements vont aussi au personnel du centre de calcul de Besançon dont le concours nous a été si précieux pour le traitement mathématique de l'ensemble de nos données.

Enfin, à toutes les personnes du laboratoire qui nous ont agréablement soutenue dans notre travail par leur collaboration, nous adressons nos plus vifs remerciements.

Que tous trouvent ici l'expression de notre profonde gratitude.

INTRODUCTION

L'espèce *varia* du genre *Festuca* a été décrite pour la première fois par Haenke en 1768. Mais c'est E. Hackel (1882) qui a traité ce taxon comme une espèce collective dont il donne la diagnose suivante :

Festuca varia Haenke sens. ampl. "Culmi erecti v. e basi breviter curvato adscendentes, plerumque binodes. Folia, panicula et spiculae valde variae. Lodicae inaequaliter plus minusve profunde bifidae, rarius subintegrae. Antherae paleam dimidiam aequantes v. superantes. Ovarium pyriforme tota superficie v. stylopodio hispidulum".

Les descriptions mentionnées par les diverses flores que nous avons consultées (G. ROUY, 1913 ; G. BONNIER, 1934 ; H. COSTE, 1937) sont assez semblables : c'est une plante vivace à souches fibreuses ; les tiges sont généralement lisses ; les feuilles sont vertes ou glaucescentes, lisses, raides, piquantes et leur ligule est ovale, plus ou moins obtuse, de 1 à 2 mm ; les panicules sont panschées de vert, de jaune et de violet ; l'ovaire est velu au sommet. Il n'y a qu'une légère différence entre ces descriptions, qui concerne la taille des plantes : 20 à 50 cm selon G. BONNIER (1934) et H. COSTE (1937), tandis que G. ROUY (1913) indique 12 à 50 cm.

E. HACKEL (1882) a subdivisé cette espèce collective en 7 sous-espèces (parmi lesquelles se répartissent 12 variétés) qui sont les ssp. *Eskia*, *alpestris*, *eu-varia*, *pumila*, *flavescens*, *xanthina* et *scoparia*. Cette classification a été ensuite légèrement remaniée par A. SAINT-YVES (1927), qui a notamment ajouté le ssp. *Sardoa* non décrit par HACKEL. Cette modification porte essentiellement sur les variétés et sous-variétés. A. SAINT-YVES a décrit quelques variétés nouvelles et a considéré certaines autres de E. HACKEL comme des sous-variétés. Plus tard, R. De LITARDIERE (1945), tout en conservant les grandes lignes de cette dernière classification, a introduit une nouvelle nomenclature où les 8 sous-espèces du *Festuca varia* Haenke classées par A. SAINT-YVES sont rassemblées dans l'espèce collective *Festuca pumila* Chaix. Tout au long de ce mémoire nous utiliserons la nomenclature de A. SAINT-YVES (1927). Parmi la flore alpine française ce sont les ssp. *eu-varia* (avec les var. *genuina*, *scabriculumis* et *aemula*) et *pumila* (avec le var. *eu-*

pumila) qui sont de loin les plus largement répandus. Bien que ces taxons soient morphologiquement très voisins, il est possible, théoriquement, de les différencier par leur structure histotaxique et divers autres caractères morphologiques. Par exemple, selon E. HACKEL et A. SAINT-YVES, le var. *genuina* possède des feuilles à 3, 5 ou 7 côtes internes, à section ovale allongée, tandis que le var. *scabriculumis* présente des feuilles à une seule côte interne, à section ogivo-suborbiculaire ou anguleuse, de structure identique à celle du ssp. *pumila*. Cependant le sv. *vulgaris* du var. *scabriculumis* se rapproche du var. *genuina*, tandis que le sv. *spreti* du var. *scabriculumis* marque une tendance, soit vers le ssp. *pumila*, soit vers le ssp. *flavescens*. Il existe donc tous les intermédiaires entre ces divers taxons, ce qui rend leur reconnaissance le plus souvent impossible. La figure 1 de la planche 1 illustre cette situation et montre les rapports morphologiques entre les ssp. *eu-varia*, *pumila* et *flavescens*. On y remarque que le sv. *vulgaris* passe progressivement au sv. *spreti* par l'intermédiaire du manteau de sclérenchyme. Le sv. *vulgaris* est très voisin du var. *genuina* sv. *typica* et sv. *acuminata*, auquel il passe insensiblement par l'apparition de crêtes internes et par l'ovalisation de la section foliaire. Le sv. *spreti* est plus proche du ssp. *pumila* et du ssp. *flavescens*. Il passe progressivement au ssp. *pumila* par une diminution des dimensions des plantes, mais les épillets restent ceux du var. *scabriculumis*. Le passage progressif au ssp. *flavescens* se fait par l'intermédiaire du var. *aemula* par allongement des feuilles. Puis le var. *aemula* passe au ssp. *flavescens* par augmentation de la différence de longueur entre les feuilles supérieures et les feuilles inférieures, et par la diminution du diamètre foliaire et la décoloration des panicules.

C'est ainsi, d'après l'interprétation de A. SAINT-YVES (1913), que le var. *scabriculumis* "passe" insensiblement au var. *genuina* et aux ssp. *pumila* et *flavescens*. Dans les Alpes maritimes, le passage du var. *genuina* au var. *aemula* se fait indirectement, c'est-à-dire par l'intermédiaire du sv. *spreti*, tandis qu'il se fait directement dans les Alpes helvético-italiennes (A. SAINT-YVES, 1913). Le var. *scabriculumis* tient donc le milieu entre les var. *genuina* et *aemula*. Mais on pourrait aussi se demander s'il ne faudrait pas "le faire rentrer dans le ssp. *pumila* à cause de sa structure foliaire ; un monographe étudiant le genre dans son aire pourra seul trancher cette question" (A. SAINT-YVES, 1913).

Ces quelques considérations, extraites de l'oeuvre de A. SAINT-YVES, reflètent assez bien le grand polymorphisme de ce taxon. Les coupures taxonomiques, basées sur un petit nombre de caractères, y semblent très artificielles. Ceci paraît d'ailleurs confirmé par le fait que A. SAINT-YVES mentionne fréquemment plusieurs var. ou sv. dans une même station, en précisant qu'ils poussent en mélange ! Une telle interprétation taxonomique du polymorphisme morphologique est naturellement sans fondement génétique.

Cette situation, qu'on retrouve d'ailleurs dans la plupart des espèces linnéennes de *Festuca*, nous a incité à en entreprendre l'étude biosystématique. En effet, comme l'ont mis en évidence les travaux de M. BIDAULT (1968) et A. HUON (1970) sur le *F. ovina*, on peut se demander si la prise en considération de nouveaux critères - comme le nombre chromosomique ou la situation phytosociologique - ne permettent pas une interprétation plus logique de la variabilité morphologique, celle-ci étant analysée au niveau des populations et non sur des individus considérés isolément.

A notre connaissance, il y a très peu de données caryologiques concernant le groupe *varia* des *Festuca*, si ce n'est les nombres chromosomiques 14 et 28, données par A. STÄHLIN (1929) et R. De LITARDIERE (1950).

Il existe donc un polymorphisme caryologique puisque une même unité possède deux nombres chromosomiques : 14 et 28 (*Festuca varia* ssp. *euvarya* var. *genuina* sv. *typica*). Un tel polymorphisme a d'ailleurs déjà été signalé chez d'autres *Festuca* (*Festuca halleri* et *dura*, M. BIDAULT, 1968) et chez d'autres genres, comme par exemple les genres *Myosotis* (S. BLAISE, 1970), *Plantago* (D. CARTIER, 1970), *Centaurea* (Ch. GARDOU, 1970) ou *Erodium* (G.G. GUITONNEAU, 1970), etc...

On peut donc se demander si ce polymorphisme caryologique est indépendant de la variation du polymorphisme morphologique et s'il existe ou non des relations entre ces différents nombres chromosomiques et la classification actuelle. Ce sont ces problèmes que nous essayerons de résoudre au cours du présent travail.

Il est tout à fait naturel de penser que des traits comme les aptitudes écologiques et sociologiques devraient tenir une place importante dans les considérations taxonomiques de ce groupe, dont les éléments s'observent dans de nombreuses associations végétales alpines. Cette importance est d'ailleurs traduite par la dénomination de l'alliance *Festucion variae*. Le *Festuca*

varia s'observe dans différentes associations, où les conditions écologiques sont tout à fait différentes : dans des associations basophiles, telles l'*Elynetum*, ou dans des associations acidophiles comme l'*Oxyrietum digynae*, ou même dans des associations du *Potentillon* sur rochers calcaires. Il est fréquent qu'un taxon, apparemment homogène, se rencontre dans diverses associations végétales. C'est le cas par exemple du genre *Myosotis* étudié par S. BLAISE (1970), du genre *Centaurea* analysé par Ch. GARDOU (1970) ou encore du *Plantago alpina* (D. CARTIER, 1970). Un taxon qui prospère ainsi dans diverses associations végétales est soumis à des pressions de sélections différentes. Il est hautement probable qu'une telle unité systématique se présente sous la forme de plusieurs "écotypes" qui peuvent être considérés comme des espèces, sous-espèces et races distinctes. Il était donc particulièrement intéressant d'examiner à cet égard les diverses populations de *Festuca varia* qui colonisent des milieux différents.

Pour des raisons matérielles faciles à comprendre, nous avons limité nos investigations aux Alpes maritimes, Queyras, Briançonnais, Dolomites, Vercors et Savoie (Vanoise).

Nous avons pu réaliser ce présent travail grâce à l'emploi de quelques-unes des nombreuses méthodes actuellement en vigueur, notamment en caryologie et en biométrie. Nous examinerons successivement le matériel, les méthodes et les techniques dans un premier chapitre, les résultats de l'étude caryologique dans un second, quant au troisième, il regroupera les résultats de l'étude morphologique. Enfin, nous essayerons, dans une conclusion à cette étude, de rapporter les différentes populations étudiées à l'une ou l'autre des unités de la classification.

CHAPITRE I

MATÉRIEL, MÉTHODES ET TECHNIQUES

A. ORIGINE DU MATERIEL

Le matériel que nous avons choisi d'étudier provient essentiellement, comme l'atteste le tableau I, des Alpes Françaises { Briançonnais, Queyras, Vanoise, Plateau d'Emparis, Galibier, Alpes maritimes (Bassin supérieur de la Tinée et Col de Restefond), Préalpes calcaires (Vercors, Dévoluy) } et des Alpes italiennes (Dolomites). Comme le montre encore ce tableau, les échantillons proviennent d'associations variées établies soit sur sols calcaires, soit sur sols siliceux. Chaque échantillonnage comprend au minimum 10 touffes provenant d'un même "individu d'association". Chacune des touffes a été éclatée en deux parts : l'une a été maintenue en culture au jardin expérimental de Besançon, l'autre étant conservée en herbier.

L'étude caryologique a porté sur les individus cultivés, tandis que l'étude biométrique a été effectuée sur les individus conservés en herbier*.

B. METHODES ET TECHNIQUES

I. CARYOLOGIE

Notre étude caryologique a porté sur l'examen des mitoses somatiques et des méioses polliniques.

1) Examen des mitoses somatiques

Il se fait sur les extrémités radiculaires d'individus cultivés au jardin expérimental. Les racines prélevées sur ces individus sont plongées pendant 1 h 30 dans une solution saturée d' α -bromonaphtalène. L'emploi d'un pré-traitement est devenu classique (J.C. O'MARA, 1948 ; C.D. DARLINGTON, 1965 ; A.K. SHARMA et A. SHARMA, 1965) et a pour effet d'inhiber la formation du fuseau achromatique et de retarder la division du centromère. Ainsi les chromosomes se contractent et se dispersent dans la cellule qui est bloquée au stade de la métaphase. Les racines ainsi pré-traitées sont alors fixées par une solution d'alcool acétique 3/1 : 3 volumes d'alcool absolu pour 1

* Les individus cultivés au jardin expérimental de Besançon ne fleurissent pratiquement pas et ne peuvent donc pas être utilisés pour l'étude morphologique. Il n'est pas possible, de ce fait, d'éliminer la variation phénotypique due à l'influence des modifications du milieu.

TABEAU I

LOCALISATION PHYTOSOCIOLOGIQUE ET GEOGRAPHIQUE DU MATERIEL ETUDIE

- 66-22 - Plateau d'Emparis : entre le petit lac cristallin et les lacs desséchés (2450 m). Dalle calcaire. *Seslerio Caricetum sempervirentis* J. Br.-Bl. 1926.
- 66-23 - Plateau d'Emparis : mamelon liasique au-dessus des lacs desséchés (2470 m). Calcaire. *Elynetum* J. Br.-Bl. 1913.
- 66-27 - Briançonnais : entre la chapelle St-Joseph et le Grand Area (2300 m). Eboulis calcaire. *Seslerio Caricetum sempervirentis* J. Br.-Bl. 1926.
- 66-30 - Briançonnais : versant sud du Grand Area (2800 m). Calcaire. *Caricion curvulae* J. Br.-Bl. 1925.
- 66-31 - Briançonnais : versant sud du Grand Area (2750 m). Eboulis calcaires. *Leontodontetum montani* Jenny Lips 1930.
- 3-VIII-66 - Col de l'Izoard (2700 m). Eboulis calcaire. *Thlaspietum rotundifolii* J. Br.-Bl. 1926.
- 69B10 - Dolomites : région de Cortina d'Ampezzo (2400 m). Calcaire. *Seslerio Caricetum sempervirentis* J. Br.-Bl. 1926.
- 69B35p - Briançonnais : Crête de l'Echaillon (2600 m). Silice (p = individus prumineux ; np = individus non prumineux). *Oxyrietum digynae* J. Br.-Bl. 1926 (*Androsacion alpinae* J. Br.-Bl. 1926).
- 69B36 - Briançonnais : Crête de Peyrolle (2600 m). Versant d'éboulis calcaires. *Seslerio Avenetum montanae* M. Guin. 1938.
- 70B2 - Briançonnais : Grand Area (2500 m). Calcaire. *Seslerio Avenetum montanae* M. Guin. 1938.
- 70B7np et 70B8p - Briançonnais : les Ayes (2700 m). Mamelon calcaire (p = individus prumineux, np = individus non prumineux). *Elynetum* J. Br.-Bl. 1913.
- J.P.70.XXI - Alpes maritimes : mamelon à côté du lac de Pelouse (2400 m). Grès. *Festucetum halleri* J. Br.-Bl. 1926.
- J.P.70.XXII - Alpes maritimes : versant sud-est de la Crête des Terres Rouges. Vallon de Morgon (2500 m). Silice. *Festuco Potentilletum valderiae* M. Guin. 1938.
- 72B1 - Alpes maritimes : Col de Restefond, au nord près du fort (2600 m). Pelouse à *Festuca varia* sur schistes. Calcaire. *Caricetalia curvulae* J. Br.-Bl. 1926.
- 72B2 - Alpes maritimes : près de St-Etienne de Tinée, au-dessus de Le Prat (2500 m). Silice. *Festuco Potentilletum valderiae* M. Guin. 1938.
- 72B4 - Plateau d'Emparis : au nord du Galibier, sur le mamelon culminant (2450 m). Pelouse discontinue. Roche calcaire. *Elynetum* J. Br.-Bl. 1913.

- 72B5 - Queyras : Notre Dame de Clousis (2700 m). Pelouse sur silice. *Caricion curvulae* (J. Br.-Bl. 1913).
- 72B7 - Galibier : Versant Nord du col (2550 m). Calcaire. *Elynetum* J. Br.-Bl. 1913.
- 72B9 - Galibier : versant nord du col. Les Rochilles (2500 m). Rochers calcaires. *Elynetum* J. Br.-Bl. 1913.
- 72B10 - La Vanoise (Savoie). Au-dessus du Glacier de Vallonie (2500 m). Calcaire. *Elynetum* J. Br.-Bl. 1913.
- 72B11 - La Vanoise (Savoie). Au-dessus du glacier de Vallonie (2700 m). Calcaire. *Elynetum* J. Br.-Bl. 1913.
- 31.7.72 - Dévoluy : Plateau de Bure (2550 m). Calcaire gréseux (64 % silice). *Oxytropido-Elynion* J. Br.-Bl. 1948.
- 72.08.02.09 - Dévoluy : Combe d'Aurose - Dévoluy sud - 2300 m. Calcaire gréseux (64 % silice). *Seslerio Avenetum montanae* M. Guin. 1938.
- 72.08.02.19b - Dévoluy : Plateau de Bure, est (2500 m). Calcaire gréseux (64 % silice). *Thlaspietum rotundifolii* Br.-Bl. 1926 *Ranunculeto-sum* J. Ritt. 1974.
- 72.08.02.21 - Dévoluy : Combe de mai - sud (2300 m). Calcaire gréseux (64 % silice). *Seslerio Avenetum montanae* M. Guin. 1938.
- 72.08.23.01B - Dévoluy : Obiou, sud-est (2700 m). Calcaire gréseux (64 % silice). *Festucion variaae* Br.-Bl. 1925.

volume d'acide acétique pur cristallisable. Le matériel peut alors soit être conservé à une température de -18°C , pendant plusieurs mois, soit être coloré en vue de l'observation microscopique.

Nous avons adopté deux types de coloration : la coloration par le carmin acétique et la coloration de Feulgen. Nous allons examiner successivement ces deux colorations :

- coloration au carmin acétique : les extrémités radiculaires sont chauffées lentement dans le colorant, jusqu'à émission de vapeur (il faut faire très attention à ne pas laisser bouillir le colorant) ; nous avons ajouté avant le chauffage une ou deux gouttes d'HCl N, afin de favoriser l'écrasement. Après refroidissement total, les extrémités radiculaires sont alors montées dans le colorant, par simple écrasement entre lame et lamelle. Cette méthode a l'avantage d'être très rapide.

- coloration de Feulgen : on pratique une hydrolyse acide à chaud (60°) avec HCl N pendant un temps variable, selon le matériel végétal utilisé.

Le processus est le suivant :

- . passage à l'acide acétique 45 % pendant 10 à 30 minutes ;
- . lavage à l'eau distillée pendant 5 à 10 minutes ;
- . passage à l'HCl N à la température ambiante pendant 5 minutes ;
- . hydrolyse acide à l'HCl N à 60°C pendant 5 minutes ;
- . passage à l'HCl N à la température ambiante pendant 5 minutes ;
- . lavage à l'eau distillée pendant 5 à 10 minutes ;
- . coloration par le réactif de Schiff (solution de fuchsine décolorée) de 20 minutes à 2 heures.

Les extrémités radiculaires sont alors montées dans l'acide acétique à 45 % en vue de l'observation microscopique. Cette méthode donne de meilleurs résultats que la précédente, mais elle a le désavantage d'être longue. C'est pourquoi nous avons souvent préféré la méthode de coloration au carmin acétique.

2) Examen des méioses polliniques

La fixation des panicules prélevées sur les individus au moment de la floraison (fin mai, début juin) est réalisée à l'aide du liquide de Carnoy dont la composition est la suivante :

alcool absolue	6 parties
acide acétique	1 partie
chloroforme	3 parties

Pour avoir une meilleure fixation, on opère sous vide partiel dans une cuve à dessiccation. Le liquide de Carnoy est ensuite remplacé par de l'alcool acétique 3/1 auquel on ajoute 1 goutte de chlorure de fer et quelques gouttes de Carmin acétique. Il faut laisser ainsi les inflorescences pendant 8 jours à la température ambiante avant, soit de les observer, soit de les conserver à une température de -18°C . Pour l'observation, il suffit d'écraser une anthère dans une goutte de carmin acétique. La coloration est beaucoup améliorée si on passe la préparation quelques secondes dans la flamme d'un bec bunsen.

Ces différentes techniques nous ont permis de déterminer le nombre chromosomique de chacune de nos populations et d'en établir les caryogrammes. Ceux-ci sont réalisés en tenant compte uniquement de la longueur de chaque bras et de la longueur totale des chromosomes. Nous n'avons pas tenu compte du rapport des deux bras, qui est ici toujours voisin de l'unité. Nous nous sommes limité à 5 plaques métaphasiques par individu et, suivant les cas, à un ou plusieurs individus par population pris au hasard dans l'échantillonnage que nous avions à notre disposition.

II. ETUDE DE LA VARIATION MORPHOLOGIQUE

Nous allons envisager successivement les méthodes de l'analyse biométrique et ensuite celles de l'analyse numérique.

1) Analyse statistique : caractères morphologiques retenus

Cette étude nous permettra d'étudier la variabilité morphologique qui existe à l'intérieur d'une population et entre les différentes populations. Comme le souligne M. BIDAULT (1968) "l'analyse des caractères morphologiques est essentiellement l'étude de la variation quantitative, au niveau des populations génétiques, des caractères hackéliens". Les caractères utilisés ont été choisis en tenant compte des observations de E. HACKEL (1882) et de A.

SAINT-YVES (1913). En effet, ainsi que l'a déjà fait remarquer A. HUON (1970), "la monographie de E. Hackel (1882) constatant l'insuffisance des caractères de la morphologie externe dans l'étude du genre *Festuca*, établit une systématique nouvelle basée sur l'histotaxie". A. SAINT-YVES (1937) a seulement précisé chacun des caractères retenus par Hackel, par exemple :

... " la glumelle à étudier est celle de la 2ème fleur de l'épillet ... La largeur relative des glumes et des glumelles joue un assez grand rôle dans la séparation de certains groupes" ...

... "les feuilles d'innovation : les coupes devront être faites au milieu de la feuille étudiée. Dans les innovations, on prendra la feuille supérieure complètement développée" ...

Les différents caractères que nous avons utilisés l'ont déjà été par M. BIDAULT (1968), J. GASQUEZ (1971), M.J. PARREAUX (1972), M.C. ROUGEOT (1972). Ils sont schématisés sur les figures 2, 3 et 4 de la planche 2 et portent sur les épillets et les feuilles d'innovation du matériel conservé en herbier, qui sont alors ramolis à l'eau bouillante pendant quelques minutes.

- choix des épillets : on choisit trois épillets directement insérés sur l'axe principal de l'inflorescence, autre que l'épillet terminal. Les glumes supérieures et inférieures et la glumelle de chacun d'eux sont montées entre lames et lamelles afin d'être observées au microscope et dessinées à la chambre claire, en vue d'être mesurées au 1/10 mm (figure 2 de la planche 2).

- choix des feuilles d'innovation : c'est la dernière feuille engainante d'une innovation qui est sectionnée en coupes fines. Sur de telles sections nous avons tenu compte du diamètre et de l'épaisseur foliaire (mesurés au 1/100 mm), du nombre de côtes internes et de faisceaux libéro-ligneux, de la quantité et de la disposition du sclérenchyme ; sur une autre feuille homologue, un lambeau d'épiderme supérieur de la région médiane est prélevé et permet de mesurer, après montage entre lame et lamelle, les longueurs et largeurs de 50 stomates, au 1/10 de μ (figures 3 et 4 de la planche 2).

2) Analyse numérique

a/ Paramètres statistiques

Cette recherche va nous permettre de savoir si les différences que nous observons entre les populations sont significatives ou non pour un ou plusieurs caractères. Pour chacun des caractères envisagés, nous avons calculé :

$$- \text{l'écart-type } s = \sqrt{s^2} = \sqrt{\frac{\sum d^2}{(N-1)}}$$

avec $d = X - \bar{X}$

X = valeur du caractère

$\bar{X}$ = valeur moyenne

N = nombre d'individus

$$- \text{le coefficient de variation } V = \frac{100 \ s}{\bar{X}}$$

$$- \text{l'erreur type sur la moyenne } S_{\bar{X}} = \frac{s}{\sqrt{N-1}}$$

$$- \text{l'intervalle de confiance de la moyenne } \bar{X} \pm 2 S_{\bar{X}}$$

Pour représenter ces résultats statistiques, nous avons eu recours à un procédé graphique qui consiste à reporter suivant une échelle verticale la valeur moyenne du caractère. De part et d'autre de cette valeur moyenne sont reportées les valeurs $\bar{X} + 2S_{\bar{X}}$ et $\bar{X} - 2S_{\bar{X}}$. Le non chevauchement signifie que les moyennes correspondantes diffèrent significativement (G.G. SIMPSON, A. ROE et P.C. LEWONTIN, 1960).

Cette comparaison statistique des valeurs moyennes des caractères convient "imparfaitement au problème fondamental de la taxonomie qui est précisément la reconnaissance de ces groupes. Pour estimer la différence entre deux groupes de populations, il faut d'abord constituer les groupes. Les tests statistiques ne peuvent donc servir qu'à la vérification a posteriori d'une hypothèse, mais non à l'établissement des unités taxonomiques elles-mêmes" (M. BIDAULT, 1968). Toutefois, les divers paramètres statistiques sont d'un grand intérêt pour connaître la "valeur" taxonomique des caractères, en particulier en fonction du coefficient de variation V . Si V est inférieur à 10, on

considère que le caractère est bon ; si V est compris entre 10 et 15, le caractère est correct ; V supérieur à 15 est l'indice d'un mauvais caractère. Ceci nous permet de sélectionner les caractères pour les études numériques que nous allons envisager à présent.

b/ Analyse numérique

Le problème posé par l'estimation des ressemblances peut être actuellement résolu grâce aux méthodes mathématiques utilisant l'ordinateur (R.R. SOKAL et P.H.A. SNEATH, 1963). L'analyse factorielle des correspondances (B. CORDIER, 1965) est celle qui paraît à l'heure actuelle être le mieux adaptée aux cas qui nous préoccupent. Elle permet "de représenter géométriquement, dans un espace de faible dimension, des situations multidimensionnelles" (J.P. BENZECRI, 1966). On peut résumer le principe de la manière suivante : "... les divers éléments à classer sont donc situés les uns par rapport aux autres dans un espace multidimensionnel (= nuage de points) ; on se fait une idée de cette situation en projetant successivement ces points sur divers systèmes d'axes" (M. BIDAULT, 1971).

L'analyse factorielle des correspondances permet donc de situer, sur un même diagramme les individus (ou les populations) et les caractères les plus discriminants en fonction, respectivement, de leur ressemblance ou de leur importance. Les données qui sont utilisées sont celles qui ont déjà fait l'objet de l'étude statistique (représentées sur les figures 2, 3 et 4 de la planche 2). Ces valeurs sont transcrites sur une matrice se présentant sous la forme d'un tableau à double entrée. Afin de donner à l'ordinateur une matrice homogène, nous avons supprimé les virgules des valeurs des caractères quantitatifs, en multipliant les différentes données par 100. Quant aux caractères qualitatifs nous les avons codés afin de les introduire dans la matrice. Les diagrammes que nous obtenons sur les axes 1-2, 1-3 et 2-3 vont nous permettre de contrôler l'importance des divers caractères utilisés. Ainsi nous pourrions éliminer les caractères peu discriminants.

Ces différentes méthodes caryologiques et biométriques nous ont donc permis d'étudier les différentes populations que nous avons en notre possession. Nous verrons donc, dans les deux chapitres qui vont suivre, successivement les résultats de l'étude caryologique et ceux de l'étude biométrique.

CHAPITRE II

ETUDE CARYOSYSTEMATIQUE

Peu d'études caryologiques ont été consacrées à ce taxon jusqu'à présent. On sait seulement, à la suite des investigations de A. SAINT-YVES (1927) et R. De LITARDIERE (1950), que les nombres chromosomiques 14 et 28 s'observent dans diverses unités infrasubspécifiques. Il ne semble pas d'ailleurs y avoir un lien très étroit entre le degré de polyploïdie et la classification. Ainsi, par exemple, pour le ssp. *eu-varia*, les var. *major*, *scabriculumis*, *aemula* ont $2n = 14$; le var. *genuina* a $2n = 14$ et 28. Il était donc nécessaire de compléter cette étude en analysant un plus grand nombre de populations. D'autre part, comme la taxonomie moderne n'a pas pour seul objectif la délimitation et description des unités systématiques, mais qu'elle doit également envisager les modalités de leur évolution, il est du plus haut intérêt de connaître le type de polyploïdie et, le cas échéant, son origine. Dans cette perspective nous envisagerons l'étude de la méiose, celle des caryogrammes et celle de l'aire de distribution des polyploïdes.

A. LA POLYPLOÏDIE

Nos travaux caryologiques ont porté sur les 21 populations (cf. tableau III p. 17) dont les origines géographiques et phytosociologiques sont mentionnées sur le tableau I (p. 7 et 8). Pour l'ensemble de ces populations, nos comptages chromosomiques ont révélé l'existence de cytotypes à 14, 28 et 42 chromosomes, avec en plus quelquefois des chromosomes B. Comme l'attestent les données bibliographiques consignées dans le tableau II (p. 16), les nombres 14 et 28 chromosomes ont été cités plusieurs fois par différents auteurs (R. De LITARDIERE, 1923 ; A. STÄHLIN, 1929 ; R. De LITARDIERE, 1950 ; C. GERVAIS, 1965) pour les *Festuca varia* s.l. Haenke et *Festuca pumila* Chaix. Nous remarquons (tableau III, p. 17) que sur nos 21 populations, 5 sont diploïdes ($2n = 14$), 12 tétraploïdes ($2n = 28$) et 4 hexaploïdes ($2n = 42$). De nombreux problèmes sont soulevés par ces faits :

- d'ordre taxonomique : on peut se demander s'il y a une relation avec la systématique,

- d'ordre caryologique : en ce qui concerne l'origine de cette polyploïdie (auto- ou allopolyploïdie),

- d'ordre phytosociologique : la répartition géographique est-elle aléatoire ou bien se fait-elle selon un schéma susceptible de nous renseigner

TABLEAU II

NOMBRES CHROMOSOMIQUES MENTIONNES CHEZ QUELQUES *FESTUCA* GR. *VARIA*
(d'après A. STÄHLIN (1929), R. De LITARDIERE (1950), A. LÖVE et
D. LÖVE (1961) et C. GERVAIS (1965))

Taxons	2n	Auteurs	Dates
<i>Festuca varia</i> Haenke s.l.	14	Litardièr	1923 1950
		Stählin	1929
		Rozanova	1940
		Sokolovskaya et Strelkova	1940
<i>Festuca varia</i> Haenke s.l.	28	Stählin	1929
		Rozanova	1940
		Sokolovskaya et Strelkova	1948
		Mattick	1950
<i>Festuca pumila</i> Chaix (= <i>Festuca varia</i> Haenke)	14	Litardièr	1950
<i>Festuca varia</i> Haenke var. <i>brachystachys</i> Hackel (Autriche : Firmetum)	14	C. Gervais	1965
<i>Festuca pumila</i> Chaix ssp. <i>eu-varia</i> var. <i>major</i> (Neill) Lit. (Autriche : Hochschwab)	14	Litardièr	1950
<i>Festuca varia</i> ssp. <i>eu-varia</i> var. <i>genuina</i> sv. <i>typica</i>	14 28	Litardièr Stählin	1923 1929
<i>Festuca pumila</i> ssp. <i>eu-varia</i> Hack. var. <i>varia</i> (Haenke) Fiori (France : vallée de la Romanche)	14	Litardièr	1950
<i>Festuca varia</i> ssp. <i>eu-varia</i> var. <i>scabriculum</i> sv. <i>vulgaris</i>	14	Litardièr	1923
<i>Festuca pumila</i> ssp. <i>eu-varia</i> var. <i>aemula</i> (Hack.) Lit. (France : St-Dalmas de Tende, Alpes maritimes)	14	Litardièr	1950

TABLEAU III

NOMBRES CHROMOSOMIQUES OBSERVES CHEZ QUELQUES *FESTUCA GR. VARIA*

Populations	Localisation	Substratum	2n
66-22	Plateau Emparis (2450 m)	calcaire	14
69B10	Dolomites (2400 m)	calcaire	28
69B35p	Briançonnais (2600 m)	silice	28
69B35np	Briançonnais (2600 m)	silice	28
69B36	Briançonnais (2600 m)	calcaire	28
70B2	Briançonnais (2500 m)	calcaire	28
70B7np	Briançonnais (2700 m)	calcaire	28
70B8p	Briançonnais (2700 m)	calcaire	28
72B1	Alpes Maritimes (2600 m)	calcaire	42
72B2	Alpes Maritimes (2500 m)	silice	42
72B4	Plateau Emparis (2450 m)	calcaire	14
72B5	Queyras (2700 m)	calcaire	28
72B6	Queyras (2700 m)	calcaire	28
72B7	Galibier (2550 m)	calcaire	14
72B9	Galibier (2500 m)	calcaire	28
72B10	Vanoise (2500 m)	calcaire	28
72B11	Vanoise (2700 m)	calcaire	28
72.08.02.19b	Vercors-Dévoluy (2500 m)	calcaire gréseux	14
72.08.23.01B	Vercors-Dévoluy (2700 m)	calcaire gréseux	14
JP.70.XX _I	Alpes Maritimes (2400 m)	grès	42
JP.70.XXII	Alpes Maritimes (2500 m)	silice	42

sur l'origine des di- et polyploïdes ?

Nous tenterons, dans les pages qui vont suivre, d'examiner ces différentes questions successivement.

I. POLYPLOIDIE ET SYSTEMATIQUE

Les quelques données caryologiques extraites de la bibliographie et reportées sur le tableau II (p. 16), concernent toutes le ssp. *eu-varia*. On pourrait penser, d'après ce tableau, que le cytotype le plus répandu est le diploïde, seul cité par R. De LITARDIERE pour plusieurs taxons de notre flore. Nos résultats infirment ces données : le cytotype tétraploïde est de loin le plus fréquent (12 populations sur 21, localisées essentiellement dans le Briançonnais) les cytotypes diploïdes et hexaploïdes sont plus rares et plus localisés, du moins dans le territoire prospecté.

Les populations du type diploïde présentent des individus qui ont en général une taille relativement peu élevée (12 à 16 cm). Ces individus possèdent à la fois des caractères du ssp. *eu-varia* var. *scabriculumis* sv. *cenisia* et du ssp. *pumila* var. *eu-pumila* sv. *rigidior* : la hauteur des chaumes, le nombre de nervures et la forme de la section foliaire. Les dimensions du diamètre foliaire (0,40 mm) et le nombre de nervures (5) incitent à les rapprocher du var. *eu-pumila* sv. *rigidior*, bien que ce dernier possède des feuilles plus raides et piquantes. Mais A. SAINT-YVES (1927) indique pour ces deux sv. *cenisia* et *rigidior* que le faisceau de sclérenchyme des sections foliaires est continu, alors que nous l'avons presque toujours observé en strate discontinue. Si l'on tient compte, en plus de ce qui vient d'être dit, de la variation individuelle à l'intérieur des populations, il est impossible de rapporter en toute certitude ces populations à un taxon hackélien.

La taille des individus des populations tétraploïdes (20 à 35 cm) ainsi que le diamètre foliaire (0,40 à 0,70 mm) tendent à les rapprocher du ssp. *eu-varia* var. *genuina*. Par contre, la présence d'une seule côte interne nous interdit de ranger ces populations dans ce taxon. Le diamètre foliaire et la disposition du sclérenchyme en faisceau discontinu les rapprochent du var. *scabriculumis* sv. *spreti*.

Quant aux cytotypes hexaploïdes, ils présentent en général des individus de grande taille (jusqu'à 20 ou 50 cm) que l'on peut rapprocher du var. *scabriculum* sv. *vulgaris* et *spretum* (cf. tableau IV p.20). Mais la disposition du sclérenchyme en strate continue incite plutôt à penser qu'il s'agit du sv. *vulgaris*. Cependant si l'on tient compte de la distribution géographique et de la position phytosociologique, on est enclin à classer ces populations dans le var. *scabriculum* sv. *vulgaris*. En effet, comme l'a souligné A. SAINT-YVES (1913) ..." le var. *scabriculum* est, sans aucun doute, la fétuque la plus répandue dans la région alpine de notre dition". Cet auteur la signale notamment ..." entre les cols de Pelouse et de Restefond, roc. herb., calc., 2600 m" ... C'est précisément de ces localités que proviennent nos populations. D'autre part elles sont issues de l'association à *Potentilla valderia* et *Festuca varia* var. *scabriculum* des Alpes maritimes, où cette fétuque est très commune, comme l'indique M. GUINOCHET (1938) qui écrit notamment : "Le *Festuca varia* subsp. *eu-varia* var. *scabriculum* est très abondant dans tout notre dition et paraît indifférent quant à la nature du sol ... il devient l'espèce caractéristique et généralement dominante d'un groupement".

En résumé, nous dirons que nous pouvons rapporter le cytotype hexaploïde au var. *scabriculum*. Mais, à quoi devons-nous rattacher les cytotypes diploïdes et tétraploïdes ? Le problème est très complexe, d'autant plus que dans une même population, certains individus se rapprochent plutôt d'un taxon alors que d'autres possèdent les caractères d'un taxon différent. Par exemple, il est difficile de distinguer les petits échantillons du var. *scabriculum* des grands échantillons du ssp. *pumila*. L'histotaxie ne donne aucun renseignement puisque, comme le dit A. SAINT-YVES (1913), "la structure des feuilles est la même dans le subv. *vulgaris* et le var. *rigidior*, dans le subv. *spretum* et le var. *eu-pumila* ; en outre, bien des caractères indiqués dans les diagnoses sont ou peu constants ou non nettement tranchés". Nous avons résumé dans le tableau IV (p. 20) quelques-uns des caractères permettant de distinguer les var. *genuina*, *scabriculum* et le ssp. *pumila* (d'après E. HACKEL, 1882 et A. SAINT-YVES (1913, 1927). Il en résulte donc que la taxonomie ne doit pas être basée sur des individus isolés, mais sur des populations génétiques.

TABLEAU IV

CARACTERES DIAGNOSTIQUES DES VAR. *GENUINA*, *SCABRICULMIS* ET DU SSP. *PUMILA*
(d'après E. HACKEL, 1882 et A. SAINT-YVES, 1913 et 1927)

organes	var. <i>genuina</i>	var. <i>scabriculmis</i> sv. <i>vulgaris</i> et <i>spreti</i>	ssp. <i>pumila</i> var. <i>eu-pumila</i> et <i>rigidior</i>
chaumes	15-35 cm	25-50 cm, rarement 20 cm	10-20 cm, rarement 25 cm
ligules innov.	1-2 mm	1-1,5 mm, rarement 2 mm	0,5-1 mm
panicules	4-7 cm	5-7 mm, rarement 4 cm	2-4 cm
épillets	8-10 mm	10-12 mm, rarement 9 mm	7-9 mm
glumelles	5,5-6 mm	6-8 mm, ordinairement 6,5	4,5-5,5 mm
diamètre foliaire	0,7 mm	0,4-0,7 mm	0,40-0,55 mm
sclérenchyme	continu	continu (<i>vulgaris</i>) discontinu (<i>spreti</i>)	continu à discontinu
nombre nervures	7		5 à 7

Une étude plus approfondie, utilisant non pas les individus mais les populations et un nombre plus grand de caractères est donc nécessaire. Nous l'envisagerons ultérieurement au cours de ce mémoire.

II. TYPE DE POLYPLOTIDIE

Le phénomène de polyploïdie est très répandu parmi les plantes supérieures et fut l'une des premières caractéristiques cytogénétiques à être étudiée d'une manière exhaustive par les biosystématiciens (G.L. STEBBINS, 1950). On distingue généralement quatre catégories de polyploïdes : les autopolyploïdes, les allopolyploïdes segmentaires, les allopolyploïdes vrais et les auto-allopolyploïdes ; en règle générale (G.L. STEBBINS, 1950), les autopolyploïdes se limitent à la triploïdie ou à la tétraploïdie ; les auto-allopolyploïdes ne peuvent exister qu'à partir du niveau de l'hexaploïdie.

Ce phénomène de polyploïdie est connu chez d'autres *Festuca* comme par exemple le groupe *ovina* (M. BIDAULT, 1968) où l'on peut distinguer plusieurs séries d'allopolyploïdes, et chez d'autres espèces comme *Chrysanthemum* (C. FAVARGER et M. VILLARD, 1955) ou *Myosotis* (S. BLAISE, 1970). On peut penser, avec C. FAVARGER (1962), que l'origine des polyploïdes alpiens est relative

ment récente, inter ou post-glaciaire. En effet, selon cet auteur : "les polyploïdes se sont formés après le retrait des glaciers, lorsque les populations émigrées sur les refuges ont reconquis le terrain perdu et se sont croisées, et qu'ensuite les polyploïdes ont commencé à évincer les diploïdes, phénomène qui se poursuivrait encore de nos jours ...".

Dans le cas qui nous occupe, nous avons tenté de déterminer le type de polyploïdie en analysant le comportement méiotique des chromosomes. Nous avons également discuté la distribution géographique des divers cytotypes qui peut parfois, comme nous venons de le voir, fournir de précieux renseignements sur l'origine des taxons.

1) Etude des méioses

a/ Cytotypes diploïdes

Une seule population, provenant du plateau d'Emparis (66-22) a pu fleurir au jardin expérimental de Besançon.

La métaphase de la première division méiotique est toujours normale, comme le montre les figures 5 et 6 de la planche 3, et ne comporte que 7 bivalents. La première anaphase est également normale puisque nous n'avons pas observé de ponts anaphasiques d'inversion, du moins dans les quelques individus examinés.

b/ Cytotypes tétraploïdes

Les métaphases de la première division méiotique sont normales, comportant 14 bivalents. Parfois il existe un bivalent supplémentaire, plus petit, qui correspond aux chromosomes B. Nous avons représenté planche 3 (populations 72B9 provenant du col du Galibier) une métaphase I comportant 14 bivalents (figure 8) et une métaphase I ayant un bivalent supplémentaire (figure 7).

Dans ces deux cytotypes diploïdes et tétraploïdes, nous n'avons observé que des méioses normales, sans ponts anaphasiques d'inversion ou de translocation. Ceci n'incite donc pas à penser qu'il y ait de modifications

structurales. Mais il faut être très prudent, compte-tenu du faible nombre d'individus examinés à cet égard. Les cytotypes tétraploïdes ne montrent que des bivalents. Ce ne sont donc pas des autopolyploïdes, ni même des allopolyploïdes segmentaires, mais des allopolyploïdes vrais qui doivent renfermer deux génomes, dont il serait d'ailleurs intéressant de connaître l'origine.

2) Répartition géographique des cytotypes

Les trois cytotypes que nous venons de mentionner pour les Alpes françaises se répartissent comme suit (figure 9 de la planche 4) :

- le cytotype hexaploïde ($2n = 42$) provient des Alpes maritimes ;
- le cytotype tétraploïde ($2n = 28$) provient du Briançonnais, du Queyras, de la Vanoise ;
- le cytotype diploïde ($2n = 14$) est issu du Plateau d'Emparis et du Vercors.

Le col du Galibier est un cas particulier, où l'on trouve à la fois des populations diploïdes et tétraploïdes.

Les populations diploïdes sont donc localisées à la périphérie des Alpes (Préalpes), les tétraploïdes à l'intérieur (Alpes internes) et les hexaploïdes au sud (Alpes externes). Le col du Galibier qui se situe à la limite de ces secteurs regroupe des populations diploïdes et tétraploïdes.

Cette répartition géographique est sensiblement du même type que celle observée pour d'autres *Festuca* (comme *halleri*, *dura* et *hexaploïdea*) par M. BIDAULT (1968) et pour les *Chrysanthemum* étudiés par C. FAVARGER et M. VILLARD (1965) puisque "dans *Chrysanthemum atratum* Jacq. toutes les populations des Alpes de Suisse sont diploïdes, alors que celles des Alpes maritimes (ssp. *ceratophylloïdes*) sont hexaploïdes ...". Mais cette situation est tout à fait contraire à celle observée le plus fréquemment (C. FAVARGER, 1950 et 1965) où les taxons ont un degré de ploïdie d'autant plus élevé qu'on s'éloigne vers le nord. A l'heure actuelle il paraît bien certain que les espèces polyploïdes et diploïdes ont des répartitions géographiques différentes, mais, à notre connaissance, il n'existe aucune loi en régissant les modalités. L'augmentation de la polyploïdie avec la latitude s'observe chez un très grand nombre d'espèces (travaux de G. TISCHLER, 1935 ; A. MUNTZING,

1936 ; A. et D. LÖVE, 1943 ; C. FAVARGER, 1964 ...). Ces différents travaux confirment bien l'hypothèse selon laquelle les taxons diploïdes auraient été repoussés par les glaciations sur des refuges méridionaux. Mais il existe de nombreuses exceptions auxquelles on peut ajouter les *Festuca* du groupe *varia*. Les cytotypes diploïdes sont plus septentrionaux et orientaux que les tétraploïdes et les hexaploïdes. Dans ce cas précis, comme le suppose C. FAVARGER (1962), le taxon polyploïde pourrait être un "apoendémique" issu du croisement "entre une sippe restée sur place (sur un nunatak) et une sippe ayant fui devant les glaciers et réimmigrée après les glaciations". Il se pose donc là un problème relatif au centre de dispersion et à l'âge de ces taxons. On pourrait penser que l'origine des polyploïdes est relativement récente, inter ou post-glaciaire, vu l'absence de différenciation tant morphologique qu'écologique. On peut donc supposer qu'un phénomène aurait pu jouer, dans le sens nord-sud, phénomène semblable à celui que C. FAVARGER a décrit. La polyploïdisation aurait eu lieu au cours de l'avancée des glaciers, tandis que les diploïdes seraient restés sur des nunataks.

Cas des populations du col du Galibier

Au col du Galibier il existe à la fois des populations diploïdes et tétraploïdes. Un cas analogue a déjà été signalé par S. BLAISE (1970) au col du Lautaret, au sujet du *Myosotis alpestris* Schmidt. Cet auteur pense que, "lorsqu'il y a coexistence, dans une même localité de deux cytotypes, leurs répartitions respectives sont étroitement liées au schéma phyto-sociologique de la région. Ainsi, les populations tétraploïdes peuvent-elles remonter les plus hautes vallées des Alpes, et atteindre les grands cols comme celui du Lautaret, normalement colonisés par des populations diploïdes". Elle émet deux hypothèses quant à la répartition des deux cytotypes diploïdes et tétraploïdes de *Myosotis alpestris* dans les Alpes, hypothèses que nous allons résumer brièvement.

La première hypothèse est relative aux conditions de milieux. Dans le cas des *Myosotis*, le sous-sol calcaire favorise l'installation des populations tétraploïdes et le sous-sol siliceux les diploïdes. Au niveau des cols, les deux types de sous-sol occupent des territoires relativement égaux, ce qui permet l'installation des deux cytotypes.

La deuxième hypothèse émise par S. BLAISE est relative à l'évolu-

tion. Les populations diploïdes se seraient réfugiées sur des nunataks pendant les glaciations et elles seraient à l'origine des populations tétraploïdes qui se sont répandues par la suite dans de nouvelles régions, tandis que les populations diploïdes restaient sur place.

Les deux populations du *Festuca varia* coexistant au col du Galibier proviennent de la même association végétale : *Elynetum* J. Br.-Bl. 1913, établie sur sol calcaire. Il semble donc que la première hypothèse de S. BLAISE soit à exclure, du moins en ce qui concerne ce cas précis.

Il résulte donc de cette analyse de la polyploïdie que nos différents cytotypes se répartissent ainsi : les populations hexaploïdes dans les Alpes maritimes, les tétraploïdes dans les Alpes du Briançonnais et de la Savoie, et les diploïdes à la périphérie. Mais, il n'y a pas, apparemment du moins, de rapport entre la morphologie et la localisation phytosociologique ce qu'à déjà souligné C. FAVARGER (1962) qui écrit à ce sujet "en règle générale, nous devons faire observer qu'il existe une bonne corrélation entre les caractères cytologiques d'une part, l'écologie et la distribution géographique d'autre part ; par contre, la coïncidence avec la morphologie est souvent moins parfaite". Nous tenterons néanmoins d'examiner ultérieurement ce problème plus en détail en faisant appel à une méthodologie plus rigoureuse.

B. ETUDE DES CARVOTYPES

Cette étude va nous permettre tout d'abord d'analyser les différents caryogrammes de chaque cytotype, puis de les comparer entre eux. Ensuite, étant donné qu'un même cytotype, notamment le tétraploïde, s'observe indifféremment dans des groupements acidophiles ou basophiles, il nous a semblé intéressant de comparer les caryogrammes de ces formes, espérant découvrir ce qui pourrait être l'indice d'une différenciation écotypique. Enfin, nous comparerons les caryogrammes de populations prumineuses et non prumineuses puisque ce caractère morphologique a souvent été pris en considération dans les classifications antérieures des *Festuca* (HACKEL, SAINT-YVES).

I. ETUDE DES CARYOGRAMMES DES DIFFERENTS CYTOTYPES

1) Caryogramme de chaque cytotype

Les mensurations des chromosomes sur une série de plaques métaphasiques des mitoses somatiques (figures 10, 11 et 12 de la planche 5) nous ont permis d'établir les caryogrammes des populations rapportées aux 3 cytotypes.

La planche 6 représente :

- figure 13 : un caryogramme correspondant au cytotype hexaploïde
- figure 14 : un caryogramme correspondant au cytotype tétraploïde
- figure 15 : un caryogramme correspondant au cytotype diploïde

Comme le centromère est toujours submédian ou même médian, il n'est pas très facile de classer les différentes paires de chromosomes. Les deux bras ont donc une longueur sensiblement identique. Il arrive même parfois que deux paires de chromosomes aient la même longueur totale. Nous avons classé les paires de chromosomes par taille décroissante sur les caryogrammes. Quand plusieurs paires de chromosomes ont la même longueur totale, nous les avons classées suivant la taille décroissante du bras le plus long. Sur les figures nous avons toujours situé le bras le plus long en haut et le plus court en bas.

Les figures de la planche 6 montrent que la différence de taille des chromosomes entre deux paires voisines est très faible ; elle n'est vraiment sensible qu'entre les paires extrêmes (tableaux V p. 26, VI p. 27, VII p. 28).

Il ne nous a pas été possible de mettre en place, sur les différents caryogrammes, de constriction secondaires, car leur nombre est très faible et non constant. Mais, comme le montrent les figures 16, 17 et 18 de la planche 7, nous ne pouvons pas nier leur existence. Ces constriction secondaires correspondent en général à un organisateur de nucléole (S. ESSAD, J. ARNOUX et N. MAIA, 1966). Il arrive même que cette constriction soit située de façon distale sur le bras du chromosome, si bien qu'elle détermine l'existence d'un satellite. Nous avons pu observer la présence de quelques satellites (planche 7). Le plus souvent cette constriction secondaire est située sur la paire la plus grande, mais ce n'est pas toujours le cas. Cependant on peut

TABLEAU V
 LONGUEURS TOTALES MOYENNES DES CHROMOSOMES
 DES CYTOTYPES HEXAPLOÏDES

paire de chromosomes	$\bar{X}$ (μ)	$S\bar{x}$	$\bar{X} \pm 2 S\bar{x}$ (μ)
1	4,52	0,13	$4,52 \pm 0,26$
2	4,22	0,11	$4,22 \pm 0,22$
3	4,02	0,10	$4,02 \pm 0,20$
4	3,90	0,10	$3,90 \pm 0,20$
5	3,69	0,08	$3,69 \pm 0,16$
6	3,55	0,08	$3,55 \pm 0,16$
7	3,45	0,08	$3,45 \pm 0,16$
8	3,38	0,08	$3,38 \pm 0,16$
9	3,24	0,09	$3,24 \pm 0,18$
10	3,13	0,07	$3,13 \pm 0,14$
11	3,03	0,07	$3,03 \pm 0,14$
12	2,94	0,07	$2,94 \pm 0,14$
13	2,84	0,06	$2,84 \pm 0,12$
14	2,78	0,06	$2,78 \pm 0,12$
15	2,67	0,07	$2,67 \pm 0,14$
16	2,53	0,07	$2,53 \pm 0,14$
17	2,44	0,06	$2,44 \pm 0,12$
18	2,28	0,06	$2,28 \pm 0,12$
19	2,23	0,07	$2,23 \pm 0,14$
20	2,06	0,05	$2,06 \pm 0,10$
21	1,83	0,07	$1,83 \pm 0,14$

TABLEAU VII
LONGUEURS TOTALES MOYENNES DES CHROMOSOMES
DES CYTOTYPES DIPLOÏDES

paire de chromosomes	$\bar{X}$ (μ)	$S\bar{x}$	$\bar{X} \pm 2 S\bar{x}$ (μ)
1	5,05	0,03	5,05 $\pm$ 0,06
2	4,60	0,07	4,60 $\pm$ 0,14
3	4,29	0,26	4,29 $\pm$ 0,52
4	4,10	0,31	4,10 $\pm$ 0,62
5	3,83	0,33	3,83 $\pm$ 0,66
6	3,52	0,38	3,52 $\pm$ 0,76
7	2,86	0,36	2,86 $\pm$ 0,72

dire qu'en règle générale elle se situe sur une des plus grandes paires.

Certaines plaques métaphasiques montrent à la fois des constriction secondaires, des satellites et des chromosomes B, que nous étudierons un peu plus dans le détail à la fin de ce chapitre.

2) Comparaison entre les différents cytotypes

Nous avons comparé les longueurs totales des paires extrêmes de chromosomes de chaque cytotype. Nous ne pouvions pas comparer les paires chromosomiques correspondantes, vu que leur nombre est différent. Cette comparaison nous permet de voir (tableau VIII p. 29 et figures 19 et 20 de la planche 8) que les paires extrêmes de chromosomes sont plus grandes chez les cytotypes diploïdes que chez les tétraploïdes et les hexaploïdes ; il en est de même pour les tétraploïdes vis-à-vis des hexaploïdes. Nous avons calculé la moyenne et l'écart-type des longueurs totales des différentes paires chromosomiques (tableau VIII p. 29). En ce qui concerne les paires extrêmes, nous avons considéré la première paire comme étant la plus grande et la dernière comme la plus

TABLEAU VIII

COMPARAISON DES LONGUEURS TOTALES DES PAIRES EXTREMES DE CHROMOSOMES DE CHAQUE CYTOTYPE
 (+ indique une différence significative au seuil de 95 % et - une différence significative au seuil de 95 %)

PREMIERE PAIRE DE CHROMOSOMES

Types	Longueur totale (μ)	Longueur gd bras (μ)	Longueur pt bras (μ)
hexaploïde	$4,52 \pm 0,26$	$2,67 \pm 0,21$	$1,85 \pm 0,18$
tétraploïde	$4,85 \pm 0,42$	$2,74 \pm 0,24$	$2,11 \pm 0,21$
diploïde	$5,05 \pm 0,06$	$2,83 \pm 0,10$	$2,22 \pm 0,06$

DERNIERE PAIRE DE CHROMOSOMES

Types	Longueur totale (μ)	Longueur gd bras (μ)	Longueur pt bras (μ)
hexaploïde	$1,83 \pm 0,14$	$1,04 \pm 0,10$	$0,79 \pm 0,06$
tétraploïde	$2,29 \pm 0,26$	$1,30 \pm 0,14$	$0,99 \pm 0,12$
diploïde	$2,86 \pm 0,72$	$1,58 \pm 0,38$	$1,28 \pm 0,32$

petite. Voyons tout d'abord les résultats concernant la première paire : la différence est significative entre les cytotypes diploïdes et hexaploïdes, mais pas entre les cytotypes diploïdes-tétraploïdes et tétraploïdes-hexaploïdes.

En ce qui concerne la dernière paire, la différence est significative entre les cytotypes diploïdes et hexaploïdes, et les tétraploïdes-hexaploïdes, mais pas entre les cytotypes diploïdes et tétraploïdes.

Il en résulte qu'il existe une différence significative entre certains chromosomes des cytotypes diploïdes et hexaploïdes, mais il est très difficile de se prononcer entre les cytotypes diploïdes et tétraploïdes d'une part et tétraploïdes et hexaploïdes d'autre part. Ceci est sans doute dû au trop faible nombre de cas étudiés, et aussi à la grande variabilité (que nous étudierons ultérieurement) qui existe au sein de chaque population, et peut-être aussi au fait que "la longueur en valeur absolue des chromosomes d'une même garniture peut varier considérablement d'une cellule à une autre, les aléas des techniques de préparation, d'observation et de mesure provoquent des modifications accidentelles de longueur apparente sur certains chromosomes et à tout ceci s'ajoute la fluctuation inévitable de ces caractères quantitatifs" (S. ESSAD, J. ARNOUX et N. MAIA, 1966).

La comparaison des paires extrêmes de chromosomes des trois cytotypes nous a donc permis de voir que leur taille diminue quand on passe des cytotypes diploïdes aux cytotypes hexaploïdes. Nous avons calculé la longueur chromosomique moyenne de chacun d'eux. Les résultats sont regroupés dans le tableau IX (p. 31). Les différences sont significatives pour les 3 cytotypes. La longueur moyenne chromosomique varie en sens inverse du degré de polyploïdie.

II. COMPARAISON DES CARYOGRAMMES DES CYTOTYPES TETRAPLOÏDES CALCICOLES ET SILICICOLES

Différents facteurs de l'environnement agissent sur la variabilité génotypique des populations. Comme le dit M. BIDAULT (1971) "les diverses populations d'une espèce peuvent, si elles prospèrent dans des conditions écologiques différentes, se différencier en plusieurs sous-unités adaptées chacune

TABLEAU IX

LONGUEURS CHROMOSOMIQUES MOYENNES DES TROIS CYTOTYPES

(+ indique une différence significative au seuil de 95 %)

Cytotypes	$\bar{X} \pm 2 \bar{Sx} (\mu)$	Différence
diploïde	$4,04 \pm 0,25$	↑ +
tétraploïde	$3,54 \pm 0,17$	
hexaploïde	$3,08 \pm 0,29$	↓ +

à leurs propres conditions stationnelles". C'est ce que l'on appelle des écotypes (TURESSON, 1922, 1925, 1929 et 1931). Ceux-ci ont des degrés de différenciation très variables, pouvant affecter par exemple le nombre ou la morphologie des chromosomes, ou bien des mécanismes biochimiques ou physiologiques. Dans le cas des *Festuca varia* tétraploïdes, nous avons vu qu'il existe dans le Briançonnais des populations acidophiles et basophiles. On sait à la suite des travaux de R.W. SNAYDON et A.D. BRADSHAW (1961) sur le *Festuca ovina* et ceux de CLYMO (1962) sur le *Carex flava* L. que ces deux types de milieux ont souvent un grand rôle dans la différenciation infraspécifique. Dans un premier temps nous avons recherché si les populations issues de ces milieux diffèrent par leurs caryogrammes.

Sur 10 populations étudiées, 7 proviennent de terrains calcaires (69B10, 69B36, 70B2, 70B7np, 70B8p, 72B6 et 72B9) et 3 seulement de terrains siliceux (69B35p, 69B35np et 72B5). Nous avons considéré la moyenne des longueurs totales des paires chromosomiques correspondantes pour chacune des deux formes, calcicoles et silicicoles. Les résultats sont regroupés dans le tableau X (p. 32). Les formes calcicoles semblent posséder des chromosomes plus longs que les formes silicicoles. Mais (tableau X p. 32 et figure 21 de la planche 9) nous constatons que ces différences entre les paires chromosomiques correspondantes ne sont pas statistiquement significatives. De plus, nous remarquons que les coefficients de variation sont toujours plus élevés dans le cas des populations silicicoles. Ceci est certainement dû au fait que nous avons analysé 7 populations calcicoles et seulement 3 populations silicicoles.

TABLEAU X
COMPARAISON DES LONGUEURS TOTALES DES CHROMOSOMES
DES CYTOTYPES TETRAPLOÏDES CALCICOLES ET SILICICOLES

paires de chromosomes	Cytotype calcicole		Cytotype silicicole		≠
	$\bar{X} \pm 2 S\bar{x} (\mu)$	V	$\bar{X} \pm 2 S\bar{x} (\mu)$	V	
1	5,06 ± 0,45	10,6	4,36 ± 0,82	14,2	-
2	4,70 ± 0,45	11,4	3,90 ± 0,76	14,6	-
3	4,45 ± 0,40	10,7	3,65 ± 0,94	19,4	-
4	4,27 ± 0,38	10,5	3,50 ± 0,96	21,1	-
5	4,11 ± 0,36	10,4	3,37 ± 0,92	20,4	-
6	3,96 ± 0,35	10,6	3,22 ± 0,96	22,9	-
7	3,80 ± 0,34	10,7	3,05 ± 0,94	23,2	-
8	3,63 ± 0,36	11,8	2,98 ± 0,88	22,4	-
9	3,49 ± 0,36	12,3	2,87 ± 0,90	23,6	-
10	3,36 ± 0,34	12,2	2,74 ± 0,86	23,7	-
11	3,20 ± 0,32	11,8	2,63 ± 0,90	25,8	-
12	3,02 ± 0,32	12,5	2,48 ± 0,84	25,8	-
13	2,81 ± 0,28	12	2,31 ± 0,82	26,8	-
14	2,45 ± 0,18	8,9	1,93 ± 0,68	27	-

Il n'y a donc pas de différences significatives décelables par les méthodes que nous avons utilisées. Mais de petites modifications structurales (comme des inversions ou des translocations) peuvent très bien ne pas être décelées à cette échelle d'observation. L'emploi d'une méthode utilisant la fluorescence (C.G. VOSA, 1970 ; N.P. SARMA et A.T. NATARAJAN, 1973 ...) permettrait peut-être de différencier ces populations au niveau de l'hétérochromatine.

De plus, même si nous n'observons pas de différences caryologiques entre ces formes calcicoles et silicicoles, cela ne veut pas dire qu'il n'y ait pas de différenciation génétique. Celle-ci peut se traduire uniquement sur le plan physiologique. C'est ce qu'ont montré, sur d'autres *Festuca*, les travaux écophysologiques de J. GASQUEZ (1971) et M.J. PARREAUX (1972).

Il serait naturellement intéressant d'envisager une telle étude sur ces populations calcicoles et silicoles du *Festuca varia*.

III. COMPARAISON DES CARYOGRAMMES DES FORMES PRUINEUSES ET NON PRUINEUSES DES CYTOTYPES

La pruinose se traduit par la présence d'un revêtement cireux sur les feuilles, les chaumes et parfois même sur les glumes et les glumelles. C'est un caractère qui est à l'origine de la création, dans le genre *Festuca*, de plusieurs variétés ou sous-variétés par les anciens systématiciens. Mais sa présence n'est pas toujours constante et parfois même douteuse chez certains individus d'une même population, et peut varier selon les périodes de l'année (R. De LITARDIERE, 1922) et selon les conditions de milieu (M. BIDAULT, 1968 ; J. GASQUEZ, 1971 ; M.J. PARREAUX, 1972). On peut donc se demander quelle est la signification de ce caractère.

Dans le cas du *Festuca varia*, nous avons considéré deux populations pruineuses (69B35p et 70B8p) et deux non pruineuses (69B35np et 70B7np). Ces quatre populations sont tétraploïdes et proviennent toutes du Briançonnais (substratum siliceux pour 69B35p et 69B35np et substratum calcaire pour 70B7np et 70B8p). La comparaison entre les longueurs des paires chromosomiques correspondantes des formes pruineuses et non pruineuses montre (tableau XI p. 34 et figures 22 et 23 de la planche 10) que les chromosomes sont plus petits dans la

TABLEAU XI
COMPARAISON DES LONGUEURS CHROMOSOMIQUES DES CYTOTYPES TETRAPLOÏDES
PRUINEUX (p) ET NON PRUINEUX (np)

	POPULATIONS SILICICOLES			POPULATIONS CALCICOLES		
	69B35p	69B35np		70B7np	70B8p	
paires de chromosomes	$\bar{X} \pm 2 S\bar{x} (\mu)$	$\bar{X} \pm 2 S\bar{x} (\mu)$	$\neq$	$\bar{X} \pm 2 S\bar{x} (\mu)$	$\bar{X} \pm 2 S\bar{x} (\mu)$	$\neq$
1	3,97 $\pm$ 0,36	4,02 $\pm$ 0,43	-	4,20 $\pm$ 0,32	5,69 $\pm$ 0,40	+
2	3,81 $\pm$ 0,28	3,37 $\pm$ 0,21	-	3,90 $\pm$ 0,18	5,47 $\pm$ 0,36	+
3	3,72 $\pm$ 0,25	2,90 $\pm$ 0,13	+	3,76 $\pm$ 0,16	5,16 $\pm$ 0,34	+
4	3,60 $\pm$ 0,23	2,71 $\pm$ 0,08	+	3,60 $\pm$ 0,16	4,97 $\pm$ 0,37	+
5	3,45 $\pm$ 0,28	2,60 $\pm$ 0,10	+	3,44 $\pm$ 0,16	4,77 $\pm$ 0,30	+
6	3,31 $\pm$ 0,22	2,47 $\pm$ 0,10	+	3,32 $\pm$ 0,19	4,60 $\pm$ 0,30	+
7	3,16 $\pm$ 0,18	2,34 $\pm$ 0,08	+	3,17 $\pm$ 0,18	4,47 $\pm$ 0,27	+
8	2,99 $\pm$ 0,16	2,29 $\pm$ 0,05	+	3,05 $\pm$ 0,15	4,32 $\pm$ 0,22	+
9	2,92 $\pm$ 0,14	2,16 $\pm$ 0,05	+	2,94 $\pm$ 0,13	4,24 $\pm$ 0,21	+
10	2,73 $\pm$ 0,14	2,04 $\pm$ 0,07	+	2,91 $\pm$ 0,15	4,01 $\pm$ 0,14	+
11	2,70 $\pm$ 0,15	1,91 $\pm$ 0,09	+	2,76 $\pm$ 0,13	3,66 $\pm$ 0,17	+
12	2,55 $\pm$ 0,11	1,80 $\pm$ 0,07	+	2,55 $\pm$ 0,11	3,50 $\pm$ 0,20	+
13	2,47 $\pm$ 0,11	1,62 $\pm$ 0,02	+	2,41 $\pm$ 0,13	2,94 $\pm$ 0,36	+
14	2,02 $\pm$ 0,34	1,37 $\pm$ 0,13	+	2,10 $\pm$ 0,15	2,37 $\pm$ 0,30	-

cas des formes non pruneuses, les différences sont statistiquement significatives pour presque toutes les paires chromosomiques.

Là aussi il faudrait compléter ces résultats par une étude plus approfondie utilisant d'autres méthodes comme une expérimentation dans des conditions contrôlées, ou faisant appel, par exemple, aux récentes techniques d'identification de l'hétérochromatine le long des chromosomes (T. CASPERSSON, L. ZECH, E.J. MODEST, G.E. FOLEY, V. WAGH et E. SIMMONSSON, 1969 ; C.G. VOSA, 1970 ; N.P. SARMA et A.T. NATARAJAN, 1973). C'est ainsi, en particulier, que les auteurs précités ont pu mettre en évidence une différenciation linéaire des chromosomes pour des taxa tels que *Vicia faba*, *Allium carinatum*, *Petunia hybrida*, *Secale cereale*, etc... En outre ces techniques leur ont permis d'établir avec rigueur des caryotypes significatifs quasi impossibles à obtenir par les méthodes de mensuration traditionnelles sur des chromosomes isobrachiaux. Enfin (F.J. SMITH, J.L. OUD et J.H. JONG, 1973), à l'aide d'un reflecto-densitomètre à balayage, on peut établir le "profil fluorescent détaillé et spécifique d'un chromosome donné ... ce qui permet son identification certaine" (C. DISTECHE, A.M. HAUSMAN-HAGEMELJER et J. FREDERIC, 1971) et incite donc à penser que ces techniques seraient d'un apport précieux pour l'estimation de la part des génomes parentaux dans la genèse des polyploïdes.

C. ETUDE DES CHROMOSOMES B

A plusieurs reprises nous avons signalé la présence de chromosomes supplémentaires dans les mitoses somatiques et les méïoses. Ils ont été appelés chromosomes B (N.O. BOSEMARK, 1950) ou chromosomes accessoires, pour les différencier des autres chromosomes des garnitures chromosomiques (appelés généralement chromosomes A). Ces chromosomes surnuméraires sont habituellement caractérisés par leur taille plus petite, un aspect plus ou moins globuleux, un centromère médian ou submédian.

Dans le cas du *Festuca varia*, nous avons observé des chromosomes B dans les mitoses somatiques des extrémités racinaires de plusieurs populations

(70B8p, 69B35np, 72B1, 72B2, 72B4, 72B5 et 72B7, voir le tableau XII p. 37). A notre connaissance, la présence de tels chromosomes n'a jamais été signalée dans ce taxon.

1) Chromosomes B dans les mitoses somatiques

Les figures 24, 25 et 26 de la planche 11 montrent quelques plaques métaphasiques somatiques comportant 2 ou 3 chromosomes supplémentaires. D'autres plaques que nous n'avons pas représentées n'en possèdent qu'un seul.

Nous avons observé la présence de ces chromosomes B dans les mitoses somatiques des cytotypes diploïdes (populations 72B4 et 72B7), tétraploïdes (populations 69B35np, 70B8p et 72B5) et hexaploïdes (populations 72B1 et 72B2).

La présence de ces chromosomes particuliers est assez irrégulière chez les individus d'une même population et dans un même individu. Dans certaines populations : 69B35np (4x), 70B8p (4x), 72B5 (4x) et 72B7 (2x), les individus observés possèdent

- soit des plaques métaphasiques sans chromosomes B,
 - soit des plaques métaphasiques possédant toujours le même nombre de chromosomes B (2 pour la population 69B35np, 1 seul pour les autres).
- Par contre, dans les populations 72B1, 72B2 et 72B4, nous avons trouvé des individus présentant des plaques métaphasiques à nombre de chromosomes B variable. C'est ainsi qu'un même individu de la population 72B1 (6x) montre des plaques métaphasiques à 0, 1 ou 2 chromosomes B. Il en est de même pour la population 72B2 (6x). Dans le cas de la population 72B4 (2x), nous avons observé 3 individus différents : le premier possède des cellules somatiques montrant 0 ou 2 chromosomes B ; le second, 0, 1 ou 3 et le troisième aucun.

Il existe donc des variations quant à la présence et au nombre de chromosomes B dans un même individu.

En ce qui concerne les populations nous avons déterminé la fréquence des chromosomes B en tenant compte du nombre total de plaques analysées. Ces fréquences sont indiquées dans le tableau XII (p. 37) (5 plaques par individu). Etant donné le faible nombre d'individus examinés à ce point de vue, il serait prématuré de tirer des conclusions sur les chiffres de ce tableau. Il semble cependant que la fréquence de ces éléments augmente avec le degré de polyploïdie.

TABEAU XII

FREQUENCE DES CHROMOSOMES B DANS QUELQUES POPULATIONS
PAR RAPPORT AU NOMBRE DE PLAQUES METAPHASIQUES SOMATIQUES ET MEIOTIQUES ANALYSEES

Cytotype	Populations	nombre d'individus examinés	MITOSES SOMATIQUES			MEIOSES			
			1B	2B	3B	1BII	2BI	2BII	4BI
2x	66-22	1				6,6 %	73,3 %	6,6 %	13,3 %
	72B4	3	12,5 %	25 %	12,5 %				
	72B7	1	20 %						
4x	69B35np	1		20 %					
	70B8p	1	16,6 %						
	72B5	1	20 %						
	72B9	1				33,3 %			
6x	72B1	1	33,3 %	33,3 %					
	72B2	2	20 %	20 %					

2) Chromosomes B dans les méioses polliniques

Nous avons indiqué page 21 que nous avons observé des méioses pour les cytotypes diploïdes (population 66-22, 1 seul individu) et tétraploïdes (72B9, 1 seul individu). Nous n'avons malheureusement pas pu en observer chez les hexaploïdes.

Dans le cas des cytotypes diploïdes, les figures 27, 28 et 29 de la planche 12 montrent que le nombre de chromosomes B est variable au sein d'un même individu et qu'ils peuvent se présenter sous différentes formes.

La figure 27 de cette planche 12 représente une anaphase I qui est normale. Chaque cellule-fille aura 1 chromosome B. Mais nous ignorons si chacun d'eux résulte de la scission d'un seul chromosome initial ou si deux petits se seraient appariés comme des chromosomes normaux (M. BIDAULT, 1968). C'est une question d'autant plus difficile à résoudre que les mitoses somatiques ne présentent pas de chromosomes B.

La figure 28 de cette même planche 12 montre une métaphase I comprenant 8 éléments : 7 bivalents composant le stock chromosomique et un élément supplémentaire, de taille importante, qui pourrait bien être un trivalent. Mais nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses, vu l'absence de chromosomes B dans les mitoses somatiques. Quant à la figure 29 de cette planche 12, elle nous montre une plaque métaphasique I comportant 4 chromosomes supplémentaires, se présentant sous la forme d'univalents. Vu leur position par rapport aux chromosomes normaux, nous pensons que chaque cellule-fille aura 2 chromosomes B (1 grand et 1 petit).

En ce qui concerne les cytotypes tétraploïdes, la figure 7 de la planche 3 montre une métaphase I comprenant 14 bivalents qui correspondent au stock chromosomique et un élément supplémentaire, sans doute un bivalent. Comme dans le cas des cytotypes diploïdes, l'absence de chromosomes B dans les mitoses somatiques ne nous permet d'émettre que des hypothèses.

Pour ces deux cytotypes, nous avons calculé la fréquence de ces chromosomes B par rapport au nombre de grains de pollen observés pour chaque population (tableau XII p. 37).

Nous avons signalé la présence de chromosomes surnuméraires dans les plaques méiotiques des populations 66-22 et 72B9, alors que nous n'en

avons pas observé dans les mitoses somatiques. Un fait analogue a d'ailleurs déjà été signalé dans le cas du *Poa alpina* (A. MUNTZING, 1948) où les chromosomes B sont éliminés des feuilles et des racines adventives. Ces chromosomes surnuméraires ont été signalés chez d'autres *Festuca* : *Festuca ovina* (M. BIDAULT, 1968 ; A. HUON, 1970), *F. pratensis* (B.O. BOSEMARK, 1950) et chez beaucoup d'autres genres comme *Plantago* (R. GORENFLOT, 1964), *Poa* (A. MUNTZING, 1946), *Achillea* (F. EHRENDORFER, 1962), *Koeleria*, *Minuartia*, *Sideritis* et *Phyteuma* (J. RITTER, 1973), pour n'en citer que quelques-uns (cf. E. BATTAGLIA, 1964). La constitution génétique de ces chromosomes B ne semble pas influencer fortement les individus qui en possèdent, bien que leur rôle sur la variabilité des végétaux soit encore peu connu (cf. E. BATTAGLIA, 1964). Pourtant, chez *Plantago coronopus* L. étudié par R. GORENFLOT (1964) "la présence d'un chromosome surnuméraire dans les individus de certaines populations est à l'origine de la stérilité des étamines, d'une diminution de la fertilité femelle et d'une augmentation de l'amplitude de variation ...". Ces chromosomes supplémentaires auraient donc une action sur la morphologie et la physiologie des plantes. Ceci a été constaté par plusieurs auteurs dont M. BIDAULT (1968) qui précise que "les chromosomes B peuvent avoir une incidence sur la morphologie des plantes, et compte tenu de leur présence dans de nombreuses populations de *Festuca g. ovina*, sont peut-être à l'origine d'une partie du polymorphisme de ce taxon. Une conclusion analogue a d'ailleurs déjà été formulée par F. EHRENDORFER (1962) à propos des *Achillea g. millefolium* où il semble que ces chromosomes jouent un rôle important dans le gonflement de la plasticité des diploïdes".

On peut alors se demander si ces chromosomes B ont ou non une action sur la morphologie des plantes qui en possèdent. La présence de chromosomes B n'est pas décelable par un seul examen extérieur de la plante, car il ne semble pas qu'ils affectent la taille ou la vigueur de celle-ci (M. BIDAULT, 1968). Pour déceler leur action éventuelle sur les diverses parties des plantes, nous avons comparé les caractères morphologiques de deux populations tétraploïdes issues du Queyras comportant l'une 1 chromosome B (72B5) et l'autre aucun (72B6). Les résultats sont donnés dans le tableau XIII (p. 40). Les valeurs des différents caractères envisagés sont dans l'ensemble plus grandes dans le cas de la population dépourvue de chromosome B sauf pour la longueur de la glumelle, le diamètre et l'épaisseur de la feuille. Mais ces différences ne sont statistiquement significatives que pour les largeurs des glumes supé-

rieures et inférieures et pour la longueur des stomates.

Si nous comparons à présent deux populations provenant du Briançonnais, l'une ayant 2 chromosomes B (69B35np) et l'autre 1 seul (70B8p) nous constatons (tableau XIII p. 40) que les différences observées sont significatives pour les trois caractères suivants : longueurs des glumes supérieures et inférieures et diamètre des feuilles.

Une étude plus approfondie de cette question, notamment sur un échantillonnage beaucoup plus important, serait nécessaire pour vérifier la valeur de ces résultats.

M. BIDAULT (1965) et plus récemment J.G. BOWMAN et H. THOMAS (1973) ont montré que, contrairement à ce que l'on pensait, la présence de chromosomes B peut perturber la méiose. Ainsi chez *Festuca macrophylla*, M. BIDAULT (1965) a observé "des polymitoses dans les jeunes grains de pollen qui s'accroissent alors d'une façon anormale et montrent jusqu'à huit noyaux". Chez le Blé ou l'hybride *Lolium perenne* x *Festuca arundinacea* (J.G. BOWMAN et H. THOMAS, 1973), la présence de chromosomes B réduit l'appariement des chromosomes homologues, ce qui se traduit par une augmentation du nombre d'univalents et par une réduction du nombre de multivalents par cellule mère de pollen.

Mais nous n'avons rien observé de comparable dans le cas du *Festuca varia*. La présence de chromosomes B ne semble pas perturber la méiose. Mais vu le faible nombre de plaques méiotiques analysées, il faut rester très prudent sur cette affirmation.

CONCLUSION A L'ETUDE CARYOSYSTEMATIQUE

Dans les Alpes françaises, l'espèce collective *Festuca varia* est constituée de 3 cytotypes. Si les cytotypes diploïdes ($2n = 14$) et tétraploïdes ($2n = 28$) étaient déjà connus (R. De LITARDIERE, 1923, 1950 ; A. STÄHLIN, 1929), le cytotype hexaploïde ($2n = 42$) n'avait jamais été signalé.

Les populations diploïdes sont localisées dans les Préalpes (Vercors, Dévoluy) d'où elles s'avancent jusqu'au col du Galibier. Les cyto-

types tétraploïdes semblent propres aux massifs centraux alpins (Queyras, Briançonnais, Savoie), alors que les hexaploïdes sont cantonnés dans les Alpes maritimes.

L'examen des méioses montre qu'il ne se forme que des bivalents chez les cytotypes tétraploïdes, ce qui caractérise les allopolyploïdes vrais. Mais nous émettons quelques réserves, vu le faible nombre de plaques analysées. Une étude plus complète serait à envisager pour donner une conclusion définitive à ce sujet.

Nous pensons que l'origine de cette polyploïdisation pourrait être assez récente. Les polyploïdes auraient pu se former lors des glaciations, selon la théorie de C. FAVARGER (1962).

L'étude des caryogrammes des trois cytotypes observés montre qu'il existe entre eux des différences qui sont plus ou moins significatives. Il existe des différences entre les caryogrammes des populations tétraploïdes calcicoles et silicicoles mais elles ne sont pas statistiquement significatives. Par contre, nous avons observé des différences significatives entre les populations pruneuses et non pruneuses des cytotypes tétraploïdes. De plus, l'absence de ponts anaphasiques d'inversion durant la méiose nous autorise à penser que les modifications structurales importantes ne sont pas la source de la variabilité de ce groupe. Ceci est d'ailleurs valable pour la plupart des *Festuca*, comme l'ont montré les travaux de M. BIDAULT (1968) sur *Festuca ovina*.

Nous avons signalé la présence de chromosomes surnuméraires, de taille plus petite que ceux du stock chromosomique normal, dans chacun des trois cytotypes. Leur fréquence est assez irrégulière au sein d'un même individu. Mais ils ne semblent pas perturber la méiose, ni la formation des grains de pollen.

CHAPITRE III

ANALYSE DE LA VARIATION MORPHOLOGIQUE

Cette étude a porté sur les populations suivantes :

- populations hexaploïdes : 72B1 - 72B2
- populations tétraploïdes : 69B10, 69B35p, 69B35np, 69B36, 70B2, 70B7np, 70B8p, 72B5, 72B6, 72B9
- populations diploïdes : 66-22, 72B4, 72B7

Nous analyserons successivement les résultats de l'étude de la variation, puis ceux de l'analyse numérique.

A. ANALYSE DE LA VARIATION

Nous avons déjà eu l'occasion d'insister, au début de ce mémoire (p. 3) sur le grand polymorphisme morphologique de ce taxon. Nous venons de voir, à propos de l'étude caryologique, que les populations n'ont pas toutes le même nombre chromosomique et que la variation individuelle au sein de chacune est telle qu'il est quasi impossible de préciser le taxon hackélien auquel elles se rapportent. Cependant, comme le souligne M. BIDAULT (1968) "pour pouvoir définir et délimiter avec précision les taxons, il est indispensable de connaître les limites exactes de la variation, des individus des populations que nous aurons ultérieurement à comparer".

Nous envisagerons donc successivement la variabilité intra-populations et inter-populations.

I. VARIATION ENTRE LES INDIVIDUS D'UNE MEME POPULATION

Depuis longtemps, on sait que les différences qui existent entre les individus d'une même population ou d'un ensemble de populations viennent à la fois de l'influence des conditions extérieures et de la constitution génétique. La hauteur des plantes, la longueur des panicules et des feuilles d'innovation sont des caractères qui varient en fonction des conditions extérieures. Mais ils ne sont pas les seuls caractères à varier en fonction des conditions de milieu.

Ainsi, chez *Festuca ovina* (M. BIDAULT, 1968) les caractères histotaxiques (le diamètre des feuilles d'innovations, le nombre et l'épaisseur des îlots de sclérenchyme), qui sont à la base même de la classification, sont très plastiques, ce qui complique singulièrement la taxonomie du groupe.

On peut donc se demander, à la lumière de ces résultats, si les caractères taxonomiques utilisés par les anciens auteurs (E. HACKEL, A. SAINT-YVES) manifestent un tel polymorphisme. Nous nous limiterons pour cette étude, à titre d'exemple, à l'examen de trois populations correspondant chacune à un cytotype :

- population 72B7 pour le type diploïde,
- population 69B35p pour le type tétraploïde,
- population 72B2 pour le type hexaploïde.

Pour ces trois populations, nous allons examiner successivement les variations concernant les pièces des épillets, les caractères histotaxiques et les stomates. Nous avons regroupé les différentes valeurs des caractères étudiés dans les trois tableaux suivants :

- tableau XIV (p. 46) : population diploïde (72B7),
- tableau XV (p. 47) : population tétraploïde (69B35.p),
- tableau XVI (p. 48) : population hexaploïde (72B2).

Dans chacun de ces tableaux, nous avons ajouté aux différentes valeurs des caractères de chaque individu, la valeur moyenne $\bar{X}$, l'erreur type $\bar{Sx}$ et le coefficient de variation V.

1) Variation au niveau des épillets

L'étude au niveau des pièces des épillets porte uniquement sur les longueurs et les largeurs des glumes supérieures et inférieures et de la glumelle supérieure (caractères A à F, figure 2 de la planche 2). L'examen des tableaux XIV (p. 46), XV (p. 47) et XVI (p. 48) révèle que les variations de ces diverses pièces des épillets sont relativement peu importantes puisque le coefficient de variation est presque toujours inférieur à 10. Toutefois, il existe entre les valeurs extrêmes absolues des différences qui peuvent être assez grandes.

Ainsi, par exemple, pour la population diploïde, le caractère A (longueur de la glumelle) a des valeurs extrêmes allant de 4,20 à 5,27 mm, soit

TABLEAU XIV

VARIATION DES DIFFERENTS CARACTERES AU SEIN D'UNE POPULATION DIPLOÏDE (72B7)

		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
Nombre d'individus	1	4,27	3,70	3,03	1,70	1,43	1,00	3,56	0,97	0,41	0,25
	2	4,23	3,70	3,03	1,70	1,53	1,03	3,48	0,98	0,46	0,23
	3	4,36	3,93	3,03	1,83	1,37	1,00	3,71	1,00	0,53	0,27
	4	4,23	3,93	3,36	1,90	1,63	1,00	3,12	0,98	0,42	0,22
	5	5,27	4,57	3,67	1,87	1,57	1,10	3,04	0,95	0,41	0,25
	6	4,20	3,73	3,13	1,83	1,40	1,10	3,84	0,99	0,50	0,24
	7	5,00	4,30	3,57	1,97	1,67	1,13	3,49	0,98	0,40	0,20
	8	4,00	3,67	2,86	1,90	1,83	1,20	3,44	0,95	0,42	0,20
	9	4,37	4,16	3,43	1,60	1,46	1,03	3,62	1,00	0,43	0,24
	10	4,20	3,60	2,97	1,87	1,70	1,06	3,20	0,96	0,44	0,22
	11	4,16	4,10	3,00	1,70	1,63	1,20	3,23	1,00	0,41	0,21
$\bar{X}$	4,39	3,94	3,19	1,81	1,56	1,08	3,43	0,98	0,44	0,23	
$S\bar{x}$	0,11	0,09	0,08	0,03	0,04	0,02	0,07	0,01	0,01	0,01	
V	8,6	7,8	8,4	6	9,1	6,9	7,2	1,8	9	9,5	
valeurs extrêmes	4,20 5,27	3,60 4,57	2,86 3,57	1,60 1,97	1,40 1,83	1,00 1,20	3,04 3,84	0,95 1,00	0,40 0,53	0,20 0,27	
amplitude de variation	1,07	0,97	0,71	0,37	0,43	0,20	0,80	0,05	0,13	0,07	

A - Longueur de la glumelle (mm)

B - Longueur de la glume supérieure (mm)

C - Longueur de la glume inférieure (mm)

D - Largeur de la glumelle (mm)

E - Largeur de la glume supérieure (mm)

F - Largeur de la glume inférieure (mm)

G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)

I - Diamètre de la feuille (mm)

J - Epaisseur de la feuille (mm)

TABLEAU XV

VARIATION DES DIFFERENTS CARACTERES AU SEIN D'UNE POPULATION TETRAPLOÏDE (69B35p)

		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
Nombre d'individus	1	4,57	4,17	3,17	1,63	1,50	1,23	3,78	1,02	0,41	0,21
	2	5,53	4,90	4,10	1,70	1,40	1,23	4,05	1,00	0,42	0,23
	3	5,60	4,77	4,30	2,10	1,83	1,37	4,31	1,00	0,37	0,21
	4	4,83	5,07	4,20	2,23	2,13	1,43	3,86	1,00	0,47	0,23
	5	5,90	5,00	4,37	2,00	1,70	1,27	4,18	1,00	0,41	0,21
	6	4,87	5,20	4,37	2,27	1,83	1,40	3,79	1,00	0,41	0,22
	7	5,33	4,33	3,53	2,17	1,77	1,37	4,09	1,01	0,48	0,24
	8	4,47	5,33	3,93	1,70	1,67	1,23	3,59	1,00	0,38	0,21
	9	4,87	4,93	4,00	1,70	1,57	1,03	3,59	0,99	0,41	0,22
	10	5,47	4,23	3,07	2,03	1,70	1,10	4,72	1,01	0,40	0,22
$\bar{X}$	5,14	4,79	3,90	1,95	1,71	1,27	4,00	1,00	0,42	0,22	
$\bar{Sx}$	0,16	0,13	0,16	0,08	0,07	0,04	0,11	0,03	0,01	0,01	
V	9,34	8,56	12,3	12,8	12,2	10,24	8,7	0,8	9	4,5	
valeurs extrêmes	4,47 5,90	4,17 5,33	3,07 4,37	1,63 2,27	1,50 2,13	1,03 1,43	3,59 4,72	0,99 1,02	0,37 0,48	0,21 0,24	
amplitude de variation	1,43	1,16	1,30	0,64	0,63	0,40	1,13	0,03	0,11	0,03	

A - Longueur de la glumelle (mm)

B - Longueur de la glume supérieure (mm)

C - Longueur de la glume inférieure (mm)

D - Largeur de la glumelle (mm)

E - Largeur de la glume supérieure (mm)

F - Largeur de la glume inférieure (mm)

G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)

I - Diamètre de la feuille (mm)

J - Epaisseur de la feuille (mm)

TABLEAU XVI

VARIATION DES DIFFERENTS CARACTERES AU SEIN D'UNE POPULATION HEXAPLOÏDE (72B2)

		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
Nombre d'individus	1	6,53	5,77	4,60	2,37	2,03	1,60	4,19	1,11	0,75	0,34
	2	6,97	5,77	5,00	2,83	2,43	1,70	5,90	1,23	0,86	0,45
	3	6,97	5,70	4,57	2,40	1,93	1,30	4,71	1,08	0,70	0,33
	4	6,87	5,73	4,80	2,63	2,50	1,93	4,57	1,12	0,86	0,43
	5	7,23	6,03	4,77	2,17	1,87	1,13	4,68	1,12	0,64	0,33
	6	7,63	6,67	5,40	2,50	1,93	1,50	4,90	1,12	0,75	0,38
	$\bar{X}$	7,03	5,94	4,86	2,48	2,11	1,53	4,82	1,13	0,76	0,38
	$S\bar{x}$	0,16	0,16	0,14	0,10	0,13	0,13	0,25	0,02	0,04	0,02
	V	5,2	6,2	6,3	9,2	13	18	12	4,4	11,4	14
valeurs extrêmes		6,53	5,70	4,60	2,17	1,87	1,13	4,19	1,08	0,64	0,33
		7,63	6,67	5,40	2,83	2,50	1,93	5,90	1,23	0,86	0,45
amplitude de variation		1,10	0,97	0,80	0,66	0,63	0,80	1,71	0,15	0,22	0,12

- A - Longueur de la glumelle (mm)
 B - Longueur de la glume supérieure (mm)
 C - Longueur de la glume inférieure (mm)
 D - Largeur de la glumelle (mm)
 E - Largeur de la glume supérieure (mm)
 F - Largeur de la glume inférieure (mm)
 G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)
 H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)
 I - Diamètre de la feuille (mm)
 J - Epaisseur de la feuille (mm)

une amplitude de 1,07 mm, tandis que pour le caractère F (largeur de la glume inférieure), les valeurs extrêmes vont de 1,00 à 1,20 mm soit une amplitude de 0,20 mm.

Pour le cytotype tétraploïde, le caractère F (largeur de la glume inférieure) est caractérisé par des valeurs extrêmes de 1,03 à 1,43 mm, ce qui correspond à une amplitude de 0,40 mm, alors que le caractère A (longueur de la glumelle) a des valeurs extrêmes allant de 4,47 à 5,90 mm, soit une amplitude de 1,43 mm.

Dans le cas du cytotype hexaploïde, le caractère E (largeur de la glume supérieure) avec des valeurs extrêmes allant de 1,87 à 2,50 mm possède une amplitude de variation de 0,63 mm ; le caractère A (longueur de la glumelle), variant de 6,53 à 7,63 mm a lui une amplitude de variation de 1,10 mm.

D'une façon générale, nous remarquons que les valeurs de l'erreur-type sur la moyenne ($\bar{Sx}$) sont plus faibles chez les individus diploïdes. La polyploïdie a donc pour effet, non seulement d'augmenter la taille des organes et cellules, mais aussi d'accroître la variabilité. Une telle remarque a déjà été faite par M. BIDAULT (1968) à propos du *Festuca ovina* L. s.l.

2) Variation au niveau des caractères histotaxiques

a/ *Section foliaire*

La figure 30 représentée planche 13 montre la grande variation qui existe au niveau des caractères histotaxiques. On retrouve donc ici une particularité qu'a déjà souligné M. BIDAULT (1968) à propos des *Festuca* du groupe *ovina* : "l'amplitude de la variation entre les individus d'une population est souvent plus grande que celle qui sépare les divers taxons hackéliens!"

- forme de la section foliaire

Pour ce caractère la variation qui existe au sein d'une même population est à peu près identique dans chaque population. Ainsi, on passe progressivement d'une section suborbiculaire à une section plus ou moins hexagonale (planche 13). La forme de la section est en rapport direct avec la disposition

du sclérenchyme. Celui-ci est disposé en manteau continu ou subcontinu dans la section suborbiculaire et en îlots localisés dans les angles dans la section plus ou moins hexagonale.

- diamètre foliaire

Le diamètre de la section foliaire varie à peu près de la même manière dans chaque population. Par exemple (tableaux XIV p. 46, XV p. 47 et XVI p. 48) les valeurs extrêmes vont de 0,40 à 0,53 mm pour la population diploïde, de 0,37 à 0,48 mm pour la tétraploïde et de 0,64 à 0,86 mm pour l'hexaploïde. En règle générale, le diamètre foliaire diminue quand on passe d'une section suborbiculaire à une section plus ou moins hexagonale. Mais ce n'est pas toujours le cas, comme le montre la figure 30 de la planche 13, notamment pour les cytotypes hexaploïdes.

- nombre de nervures

Dans certaines populations, le nombre de faisceaux libéro-ligneux passe de 5 à 7. Mais c'est tout de même le nombre de 7 faisceaux libéro-ligneux qui est le plus fréquemment rencontré, comme le montre le tableau XVII (p. 51), du moins chez les cytotypes tétraploïdes et hexaploïdes. Par contre, chez les cytotypes diploïdes le nombre de 5 nervures est le plus fréquent.

L'amplitude de variation des caractères histotaxiques est beaucoup moins élevé que celle des épillets. Mais les coefficients de variation (tableaux XIV p. 46, XV p. 47, et XVI p. 48) restent cependant voisins de 10, ce qui est assez élevé. Il faut faire remarquer que cette étude a porté sur du matériel d'herbier, qui n'a donc pas été soumis à une culture dans des conditions homogènes. On est, par conséquent, en droit de se demander si des variations du même type existent encore quand les individus sont soumis pendant un certain temps à des conditions culturales homogènes ? L'absence quasi totale de floraison dans nos cultures nous a interdit d'envisager une telle étude comparative pour les pièces des épillets. Mais en ce qui concerne les caractères histotaxiques, la figure 31 de la planche 14 montre, pour une population hexaploïde (72B1) provenant des Alpes maritimes, que le milieu a une forte influence. Celle-ci se traduit par des variations dans le diamètre et

TABLEAU XVII

FREQUENCE DES INDIVIDUS A 5,6 et 7 NERVURES DANS CHAQUE POPULATION

Populations	5 nervures (%)	6 nervures (%)	7 nervures (%)
66-22	100	0	0
69B10	100	0	0
69B35p	50	10	40
69B35np	50	30	20
69B36	14	7	79
70B2	14	8	78
70B7np	0	0	100
70B8p	0	0	100
72B1	5	0	95
72B2	0	0	100
72B4	72	23	5
72B5	0	0	100
72B6	0	12	88
72B7	90	0	10
72B9	0	45	55

la disposition du sclérenchyme. Mais le même individu présente vis-à-vis de ces caractères une grande plasticité qui est peut-être liée à l'époque du développement.

Ainsi, on le voit, les variabilités écologique et génétique sont étroitement imbriquées et laissent prévoir que le classement de ces organismes devra soulever de grandes difficultés.

Etant donné que la forme de la section foliaire, la disposition du sclérenchyme et le nombre de faisceaux libéro-ligneux sont des caractères taxonomiques permettant la classification, nous comprenons, au vu de ces résultats, la grande difficulté qu'il y a à rapporter un individu à l'une ou l'autre des unités de classification. Ceci confirme donc qu'une taxonomie basée sur l'examen d'individus isolés ne peut pas être biologiquement efficace.

b/ Stomates

L'étude des stomates a porté sur la longueur et la largeur des cellules de gardes (caractères G et H des tableaux). L'amplitude de variation que nous constatons (tableaux XIV p. 46, XV p. 47 et XVI p. 48) est plus faible en ce qui concerne leur largeur que leur longueur. Ainsi par exemple elle est de $0,05.10^{-2}$ mm pour la largeur et $0,80.10^{-2}$ mm pour la longueur dans le cas de la population diploïde 72B7, $0,03.10^{-2}$ mm contre $1,13.10^{-2}$ mm (population tétraploïde 69B35p) ou bien encore 0,15 et $1,71.10^{-2}$ mm respectivement pour la population hexaploïde 72B2.

Les valeurs du coefficient de variation V sont différentes pour ces deux caractères. En effet elles sont voisines de 10 en ce qui concerne les longueurs des stomates et elles ne dépassent pas 5 pour les largeurs.

Pour le *Festuca varia*, nous arrivons donc à la même conclusion que M. BIDAULT (1968) pour le *Festuca* groupe *ovina*, en ce qui concerne la variation au sein d'une même population : "l'analyse de la variation des ca-

ractères chez les individus des populations génétiques montre bien toute l'importance que doit avoir une telle étude dans le cadre de la taxonomie. Pratiquement tous les caractères s'avèrent susceptibles de varier dans des limites si grandes que la prise en considération d'individus isolés à des fins systématiques est impossible. La variation qui s'observe sur les caractéristiques des éléments d'une population génétique est souvent plus importante que celle qui est à la base de la distinction des unités de la classification de Hackel".

II. VARIATION ENTRE LES DIFFERENTES POPULATIONS

On ne peut pas dissocier la variation qui existe entre les différents individus d'une population de celle qui se manifeste entre les populations. Il est possible de comparer les populations en utilisant la valeur moyenne des différents caractères envisagés. En effet, comme le dit M. BIDAULT (1968) : "il va de soi que, d'après le concept de l'espèce que nous admettons, ce problème de la comparaison des populations est la pierre angulaire de la Taxonomie".

1) Variation entre les populations d'un même cytotype

a/ Cytotype diploïde

Cette étude a porté sur les trois populations diploïdes que nous avons à notre disposition : 66-22, 72B4 et 72B7. Les valeurs moyennes de chacun des caractères ont été reportées dans le tableau XVIII (p. 54). Les différences sont significatives pour très peu de caractères. Le seul caractère statistiquement significatif pour les 3 populations diploïdes est celui qui se rapporte à la largeur des stomates.

b/ Cytotype tétraploïde

Nous n'avons fait porter cette étude que sur les quatre populations tétraploïdes suivantes : 69B10 issue des Dolomites, 69B36 du Briançonnais, 72B6 du Queyras et 72B9 du col du Galibier. Les résultats sont

TABLEAU XVIII
COMPARAISON DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES QUANTITATIFS
DES POPULATIONS DU CYTOTYPE DIPLOÏDE

	66-22	$\neq$ 66-22 72B4	72B4	$\neq$ 72B4 72B7	72B7	$\neq$ 66-22 72B7
A	$3,92 \pm 0,26$	+	$4,48 \pm 0,14$	-	$4,39 \pm 0,22$	-
B	$3,61 \pm 0,28$	-	$3,96 \pm 0,09$	-	$3,94 \pm 0,18$	-
C	$2,63 \pm 0,30$	+	$3,16 \pm 0,09$	-	$3,19 \pm 0,16$	+
D	$1,69 \pm 0,10$	-	$1,72 \pm 0,04$	-	$1,81 \pm 0,07$	-
E	$1,50 \pm 0,05$	-	$1,55 \pm 0,05$	-	$1,56 \pm 0,09$	-
F	$1,02 \pm 0,06$	-	$1,03 \pm 0,03$	-	$1,08 \pm 0,05$	-
G	$2,79 \pm 0,12$	+	$3,45 \pm 0,13$	-	$3,43 \pm 0,15$	+
H	$0,95 \pm 0,02$	+	$1,00 \pm 0,01$	+	$0,98 \pm 0,01$	+
I	$0,39 \pm 0,04$	-	$0,43 \pm 0,02$	-	$0,44 \pm 0,02$	-
J	$0,24 \pm 0,02$	-	$0,23 \pm 0,01$	0	$0,23 \pm 0,01$	-

A - Longueur de la glumelle (mm)

B - Longueur de la glume supérieure (mm)

C - Longueur de la glume inférieure (mm)

D - Largeur de la glumelle (mm)

E - Largeur de la glume supérieure (mm)

F - Largeur de la glume inférieure (mm)

G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)

H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)

I - Diamètre de la feuille (mm)

J - Epaisseur de la feuille (mm)

réunis dans le tableau XIX (p. 56). La population provenant des Dolomites diffère statistiquement des trois autres populations pour tous les caractères examinés sauf J (épaisseur des feuilles). Par contre, il n'y a aucune différence entre la population du Queyras et celle du col du Galibier. Les différences sont significatives pour seulement 3 caractères (longueur des stomates, diamètre et épaisseur des feuilles) entre les populations du Briançonnais et du Queyras et 2 caractères (longueur de glume supérieure et largeur de la glume inférieure) pour les populations du Briançonnais et du col du Galibier.

c/ Cytotype hexaploïde

Nous avons comparé les populations 72B1 et 72B2 provenant des Alpes maritimes. Le tableau XX (p. 57) montre que les différences entre les 2 populations sont statistiquement significatives pour les 4 caractères suivants : longueur de la glumelle, largeur des stomates, diamètre et épaisseur des feuilles.

Ceci est assez général puisque les diverses populations d'un même cytotype montrent toujours quelques différences statistiquement significatives. Elles peuvent traduire des variations dues à l'action du milieu, ou des variations intrinsèques qui sont l'indice d'un polymorphisme génétique. Mais la recherche de différences entre populations n'est qu'un aspect de la taxonomie. C'est pourquoi nous étudierons, au cours de l'analyse numérique, le problème posé par l'estimation des ressemblances.

2) Variation entre les populations des trois cytotypes

Les modifications des différentes parties des plantes en fonction de l'augmentation du nombre de chromosomes est bien connue à l'heure actuelle. Depuis les travaux de A. MUNTZING (1936), de nombreux auteurs ont étudié la question, par exemple P.J. WATSON (1958) sur le *Festuca gr. ovina*, R. GORENFLOT (1963) chez le *Plantago*. Selon P.J. WATSON, les individus tétraploïdes de *F. ovina* ont des valeurs plus grandes que les diploïdes pour leurs différentes parties. Mais cet auteur note aussi qu'il est impossible, d'après la seule morphologie, de distinguer un individu diploïde d'un tétraploïde. Tout ceci confirme les résultats de B. BRANDBERG (1949) et M. BIDAULT (1968).

TABLEAU XIX

COMPARAISON DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES QUANTITATIFS DES POPULATIONS DU CYTOTYPE TETRAPLOÏDE

	I	II	III	IV	#					
	Dolomites 69B10	Briançonnais 69B36	Queyras 72B6	Galibier 72B9	I, II	I, III	I, IV	II, III	II, IV	III, IV
A	4,30 ± 0,24	5,64 ± 0,22	5,41 ± 0,22	5,24 ± 0,25	+	+	+	-	-	-
B	3,70 ± 0,26	5,32 ± 0,24	4,92 ± 0,18	4,72 ± 0,26	+	+	+	-	+	-
C	3,02 ± 0,24	4,23 ± 0,24	4,00 ± 0,17	3,90 ± 0,18	+	+	+	-	-	-
D	1,71 ± 0,07	2,01 ± 0,08	2,02 ± 0,07	1,93 ± 0,06	+	+	+	-	-	-
E	1,50 ± 0,08	1,83 ± 0,11	1,77 ± 0,06	1,69 ± 0,07	+	+	+	-	-	-
F	1,11 ± 0,05	1,34 ± 0,05	1,28 ± 0,06	1,18 ± 0,06	+	+	-	-	+	-
G	3,40 ± 0,14	3,81 ± 0,16	4,30 ± 0,12	4,10 ± 0,14	+	+	+	+	-	-
H	0,98 ± 0,02	1,01 ± 0,01	1,01 ± 0,02	1,01 ± 0,01	+	-	+	-	0	-
I	0,41 ± 0,02	0,48 ± 0,02	0,56 ± 0,03	0,51 ± 0,05	+	+	+	+	-	-
J	0,23 ± 0,02	0,24 ± 0,02	0,27 ± 0,01	0,27 ± 0,02	-	+	+	+	-	-

A - Longueur de la glumelle (mm)

B - Longueur de la glume supérieure (mm)

C - Longueur de la glume inférieure (mm)

D - Largeur de la glumelle (mm)

E - Largeur de la glume supérieure (mm)

F - Largeur de la glume inférieure (mm)

G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)

I - Diamètre de la feuille (mm)

J - Epaisseur de la feuille (mm)

TABLEAU XX
COMPARAISON DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES QUANTITATIFS
DES POPULATIONS DU CYTOTYPE HEXAPLOÏDE

	72B1	72B2	≠
A	6,41 ± 0,22	7,03 ± 0,32	+
B	5,48 ± 0,20	5,94 ± 0,32	-
C	4,45 ± 0,16	4,86 ± 0,28	-
D	2,26 ± 0,07	2,48 ± 0,21	-
E	1,79 ± 0,08	2,11 ± 0,26	-
F	1,35 ± 0,07	1,53 ± 0,26	-
G	4,59 ± 0,14	4,82 ± 0,50	-
H	1,19 ± 0,02	1,13 ± 0,04	+
I	0,60 ± 0,03	0,76 ± 0,08	+
J	0,31 ± 0,01	0,38 ± 0,05	+

- A - Longueur de la glumelle (mm)
 B - Longueur de la glume supérieure (mm)
 C - Longueur de la glume inférieure (mm)
 D - Largeur de la glumelle (mm)
 E - Largeur de la glume supérieure (mm)
 F - Largeur de la glume inférieure (mm)
 G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)
 H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)
 I - Diamètre de la feuille (mm)
 J - Epaisseur de la feuille (mm)

Le premier de ces auteurs a observé une corrélation positive entre la hauteur des chaumes de différentes espèces de *Festuca* et le degré de polyploidie.

Nous référant à tous ces travaux, nous avons entrepris cette étude sur le groupe *varia* du genre *Festuca*.

Nous avons étudié statistiquement toutes nos populations. Les résultats sont regroupés dans le tableau XXI (p. 59). Comme il ne nous était pas possible de comparer toutes ces populations, nous en avons pris une au hasard pour chaque cytotype. Ainsi nous avons étudié les populations 72B7 (diploïde), 72B5 (tétraploïde) et 72B1 (hexaploïde). Le tableau XXII (p. 60) regroupant les valeurs des différents caractères (10 caractères) montre que dans l'ensemble les différences sont statistiquement significatives entre les trois cytotypes du moins pour les trois populations envisagées ; cependant, compte tenu de ce que nous avons observé à propos de la variation des populations de chaque cytotype, on peut se demander si un tel résultat est généralisable à l'ensemble des dèmes. Nous avons donc constitué pour chaque cytotype une population statistique en regroupant les valeurs moyennes des caractères de chaque population locale. Les différentes valeurs ainsi obtenues pour chacun des caractères ont été rassemblées dans le tableau XXIII (p. 61). L'examen de ce tableau montre d'abord une augmentation des valeurs des caractères parallèle à celle du degré de ploïdie. Il en ressort que :

- entre les cytotypes diploïdes et tétraploïdes, toutes les différences sont significatives, sauf en ce qui concerne les caractères D (largeur de la glumelle) et H (largeur du stomate) ;
- entre les cytotypes diploïdes et hexaploïdes, toutes les différences sont significatives ;
- entre les cytotypes tétraploïdes et hexaploïdes, les différences sont aussi toutes statistiquement significatives.

Tous les coefficients de variation sont relativement comparables pour chacun des caractères des trois cytotypes.

Ces résultats sont donc bien en accord avec ceux qui sont le plus souvent observés dans les autres *Festuca* et les autres espèces végétales.

VALEURS QUANTITATIVES DE 10 CARACTERES MORPHOLOGIQUES POUR 15 POPULATIONS

($\bar{X}$ = valeur moyenne ; $S\bar{x}$ = erreur-type ; V = coefficient de variation)

Populations	A	B	C	D
66-22	7 3,92 ± 0,26	8 3,61 ± 0,28	11 2,63 ± 0,30	6 1,69 ± 0,10
69B10	8 4,30 ± 0,24	11 3,70 ± 0,26	12 3,02 ± 0,24	6 1,71 ± 0,07
69B35p	9 5,14 ± 0,32	8 4,79 ± 0,27	12 3,90 ± 0,32	13 1,95 ± 0,16
69B35np	6 5,14 ± 0,21	7 4,90 ± 0,22	9 3,92 ± 0,24	10 1,93 ± 0,14
69B36	7 5,64 ± 0,22	8 5,32 ± 0,24	11 4,23 ± 0,24	8 2,01 ± 0,08
70B2	10 4,66 ± 0,14	11 4,23 ± 0,14	13 3,30 ± 0,12	10 1,97 ± 0,05
70B7np	8 4,97 ± 0,16	11 4,41 ± 0,18	7 3,51 ± 0,14	8 2,03 ± 0,06
70B8p	8 4,89 ± 0,21	10 4,24 ± 0,24	10 3,43 ± 0,18	6 2,05 ± 0,07
72B1	7 6,41 ± 0,22	8 5,48 ± 0,20	8 4,45 ± 0,16	7 2,26 ± 0,07
72B2	5 7,03 ± 0,32	6 5,94 ± 0,32	6 4,86 ± 0,28	9 2,48 ± 0,21
72B4	7 4,48 ± 0,14	5 3,96 ± 0,09	7 3,16 ± 0,09	6 1,72 ± 0,04
72B5	5 5,44 ± 0,11	7 4,70 ± 0,15	7 3,86 ± 0,12	8 1,96 ± 0,06
72B6	8 5,41 ± 0,22	7 4,92 ± 0,18	9 4,00 ± 0,17	7 2,02 ± 0,07
72B7	9 4,39 ± 0,22	8 3,94 ± 0,18	8 3,19 ± 0,16	6 1,81 ± 0,07
72B9	8 5,24 ± 0,25	9 4,72 ± 0,26	8 3,90 ± 0,18	5 1,93 ± 0,06

A - Longueur de la glumelle (mm)

B - Longueur de la glume supérieure (mm)

C - Longueur de la glume inférieure (mm)

D - Largeur de la glumelle (mm)

TABLEAU XXI

E	F	G	H	I	J	
3 1,50 ± 0,05	6 1,02 ± 0,06	4 2,79 ± 0,12	2 0,95 ± 0,02	12 0,39 ± 0,04	12 0,24 ± 0,02	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
8 1,50 ± 0,08	7 1,11 ± 0,05	7 3,40 ± 0,14	2 0,98 ± 0,02	13 0,41 ± 0,02	15 0,23 ± 0,02	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
12 1,71 ± 0,14	10 1,27 ± 0,17	9 4,00 ± 0,22	1 1,00 ± 0,01	8 0,42 ± 0,02	4 0,22 ± 0,01	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
10 1,67 ± 0,12	10 1,19 ± 0,08	10 4,07 ± 0,28	3 1,02 ± 0,02	5 0,45 ± 0,02	9 0,25 ± 0,01	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
10 1,83 ± 0,11	10 1,34 ± 0,06	8 3,81 ± 0,16	2 1,01 ± 0,01	12 0,48 ± 0,02	11 0,24 ± 0,02	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
10 1,64 ± 0,05	10 1,19 ± 0,03	8 3,92 ± 0,09	7 1,01 ± 0,02	12 0,48 ± 0,08	12 0,25 ± 0,02	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
10 1,78 ± 0,06	10 1,23 ± 0,05	7 3,88 ± 0,11	3 1,00 ± 0,01	12 0,50 ± 0,02	12 0,25 ± 0,02	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
10 1,79 ± 0,10	10 1,25 ± 0,07	7 4,03 ± 0,16	1 1,01 ± 0,01	14 0,52 ± 0,04	13 0,26 ± 0,02	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
11 1,79 ± 0,08	12 1,35 ± 0,07	7 4,59 ± 0,14	4 1,19 ± 0,02	11 0,60 ± 0,03	8 0,31 ± 0,01	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
13 2,11 ± 0,26	18 1,53 ± 0,26	12 4,82 ± 0,50	4 1,13 ± 0,04	11 0,76 ± 0,08	14 0,38 ± 0,05	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
8 1,55 ± 0,05	8 1,03 ± 0,03	9 3,45 ± 0,13	1 1,00 ± 0,01	9 0,43 ± 0,02	7 0,23 ± 0,01	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
9 1,65 ± 0,06	11 1,12 ± 0,05	8 4,02 ± 0,13	1 1,00 ± 0,01	9 0,57 ± 0,02	11 0,27 ± 0,01	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
7 1,77 ± 0,06	10 1,28 ± 0,06	6 4,30 ± 0,12	4 1,01 ± 0,02	10 0,56 ± 0,03	7 0,27 ± 0,01	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
9 1,56 ± 0,09	7 1,08 ± 0,05	7 3,43 ± 0,15	2 0,98 ± 0,01	9 0,44 ± 0,02	9 0,23 ± 0,01	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$
7 1,69 ± 0,07	10 1,18 ± 0,06	6 4,10 ± 0,14	1 1,01 ± 0,01	14 0,51 ± 0,05	12 0,27 ± 0,02	$\frac{V}{\bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}}$

E - Largeur de la glume supérieure (mm) I - Diamètre de la feuille (mm)

F - Largeur de la glume inférieure (mm) J - Epaisseur de la feuille (mm)

G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)

TABLEAU XXII
COMPARAISON DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES QUANTITATIFS
DES POPULATIONS DES DIFFERENTS CYTOTYPES

	diploïde 72B7	≠ di-tétra	tétraploïde 72B5	≠ tétra-hexa	hexaploïde 72B1	≠ di-hexa
A	4,39 ± 0,22	+	5,44 ± 0,11	+	6,41 ± 0,22	+
B	3,94 ± 0,18	+	4,70 ± 0,15	+	5,48 ± 0,20	+
C	3,19 ± 0,16	+	3,86 ± 0,12	+	4,45 ± 0,16	+
D	1,81 ± 0,07	+	1,96 ± 0,06	+	2,26 ± 0,07	+
E	1,56 ± 0,09	-	1,65 ± 0,06	+	1,79 ± 0,08	+
F	1,08 ± 0,05	-	1,12 ± 0,05	+	1,35 ± 0,07	+
G	3,43 ± 0,15	÷	4,02 ± 0,13	+	4,59 ± 0,14	+
H	0,98 ± 0,01	+	1,00 ± 0,01	+	1,19 ± 0,02	+
I	0,44 ± 0,02	+	0,57 ± 0,02	-	0,60 ± 0,03	+
J	0,23 ± 0,01	+	0,27 ± 0,01	+	0,31 ± 0,01	+

A - Longueur de la glumelle (mm)

B - Longueur de la glume supérieure (mm)

C - Longueur de la glume inférieure (mm)

D - Largeur de la glumelle (mm)

E - Largeur de la glume supérieure (mm)

F - Largeur de la glume inférieure (mm)

G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)

H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)

I - Diamètre de la feuille (mm)

J - Epaisseur de la feuille (mm)

TABLEAU XXIII
COMPARAISON DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES QUANTITATIFS
DES "POPULATIONS STATISTIQUES" DE CHAQUE CYTOTYPE

	types 2x	$\frac{1}{2}$ 2x-4x	types 4x	$\frac{1}{2}$ 4x-6x	types 6x	$\frac{1}{2}$ 2x-6x
A	4,26 $\pm$ 0,42	+	5,08 $\pm$ 0,26	+	6,72 $\pm$ 0,18	+
B	3,83 $\pm$ 0,28	+	4,59 $\pm$ 0,30	+	5,71 $\pm$ 0,17	+
C	2,99 $\pm$ 0,44	+	3,71 $\pm$ 0,25	+	4,65 $\pm$ 0,14	+
D	1,74 $\pm$ 0,09	-	1,86 $\pm$ 0,09	+	2,37 $\pm$ 0,07	+
E	1,53 $\pm$ 0,05	+	1,70 $\pm$ 0,06	+	1,95 $\pm$ 0,08	+
F	1,04 $\pm$ 0,04	+	1,22 $\pm$ 0,05	+	1,44 $\pm$ 0,07	+
G	3,22 $\pm$ 0,52	+	3,95 $\pm$ 0,14	+	4,70 $\pm$ 0,14	+
H	0,97 $\pm$ 0,03	-	1,00 $\pm$ 0,01	+	1,16 $\pm$ 0,02	+
I	0,42 $\pm$ 0,03	+	0,49 $\pm$ 0,03	+	0,68 $\pm$ 0,03	+
J	0,23 $\pm$ 0,01	+	0,25 $\pm$ 0,01	+	0,34 $\pm$ 0,01	+

A - Longueur de la glumelle (mm)

B - Longueur de la glume supérieure (mm)

C - Longueur de la glume inférieure (mm)

D - Largeur de la glumelle (mm)

E - Largeur de la glume supérieure (mm)

F - Largeur de la glume inférieure (mm)

G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)

H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)

I - Diamètre de la feuille (mm)

J - Epaisseur de la feuille (mm)

En plus de ces caractères "classiques" nous avons pu effectuer des mensurations sur les grains de pollen au stade de la mitose pollinique (figures 32, 33 et 34 de la planche 15). Les résultats obtenus condensés sur le tableau XXIV (p. 62) pour 3 populations respectivement di-, tétra- et hexaploïdes confirment les précédentes données : le diamètre s'accroît en même temps que le degré de polyploïdie.

TABLEAU XXIV
COMPARAISON DES VALEURS DU DIAMETRE DES GRAINS DE POLLEN
DES TROIS CYTOTYPES
(+ indique une différence significative)

types	$\bar{X} \pm 2 \bar{Sx} (\mu)$	V	différence
diploïdes	$21,50 \pm 1,38$	9,5	
tétraploïdes	$26,50 \pm 0,33$	1,2	
hexaploïdes	$29,25 \pm 0,80$	3,5	

En conclusion, il apparaît que les populations di-, tétra- et hexaploïdes diffèrent significativement entre elles. Mais cette relation n'est pas absolue au niveau des populations locales. Ainsi dans le cas des populations tétraploïdes des Dolomites, les valeurs des divers caractères quantitatifs sont plutôt celles des formes diploïdes ! Il est donc impossible de prévoir le nombre chromosomique d'après la simple analyse morphologique.

III. ETUDE DE LA VARIATION EN RAPPORT AVEC LES CONDITIONS ECOLOGIQUES

Etant donné que les cytotypes tétraploïdes poussent indifféremment sur sol acidophile et basophile, nous avons entrepris cette étude pour compléter l'analyse caryologique faite à ce sujet et pour voir s'il existe une différenciation écotypique au niveau morphologique. Nous avons limité nos investigations aux populations du Briançonnais, plus précisé-

ment aux populations 69B36 (calcicole) issue du *Seslerio-Avenetum montanae* et 69B35p (silicicole) provenant de l'*Oxyrietum digyna*. Le tableau XXV (p. 64) regroupe les différentes valeurs des caractères étudiés. On remarque d'après ce tableau que la population calcicole 69B36 possède des valeurs plus grandes pour les différents caractères, sauf en ce qui concerne la longueur des stomates. Les différences observées ne sont significatives que pour les caractères B (longueur de la glume supérieure) et I (diamètre foliaire).

Il n'existe donc pas de différences statistiquement significatives entre les cytotypes calcicole et silicicole. Les quelques différences observées peuvent être phénotypiques. Ce ne sont que de légères discontinuités sans signification taxonomique. Comme le dit E.J. DUPRAW (1965) : il faut faire "une distinction importante entre les variations qui sont statistiquement significatives et les variations qui sont taxonomiquement significatives". Ces résultats confirment les propos de M. GUINOCHE (1938) qui pense que le *Festuca varia* "paraît indifférent quant à la nature du sol".

IV. VARIATION ENTRE LES POPULATIONS PRUINEUSES ET NON PRUINEUSES

Nous avons déjà vu, lors de l'étude caryologique, que la pruinose est un caractère qui est à l'origine de la création de plusieurs sous-variétés par les anciens systématiseurs chez un certain nombre de fétuque. Bien qu'il n'en soit pas ainsi pour le *Festuca varia* on peut tout de même se demander si ce trait, assez fréquent, a une signification génétique ou cytologique. Dans cette optique nous avons comparé quatre populations tétraploïdes formées d'individus prumineux (p) et non prumineux (np) issues du Briançonnais = 69B35p et 69B35np (substratum siliceux) et 70B7np et 70B8p (substratum calcaire). Le tableau XXVI (p. 65) qui regroupe les valeurs des caractères de ces populations nous montre que dans les deux cas, populations calcicoles et silicicoles, les différences ne sont pas statistiquement significatives. Ceci a été observé par M. BIDAULT (1968), J. GASQUEZ (1971), et M.J. PARREAUX (1972) sur d'autres *Festuca*. C'est donc un caractère mono-

TABLEAU XXV

COMPARAISON DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES QUANTITATIFS
DES CYTOTYPES CALCICOLES (69B36) ET SILICICOLES (69B35p) DU BRIANCONNAIS

	69B36	69B35p	≠
A	5,64 ± 0,22	5,14 ± 0,32	-
B	5,32 ± 0,24	4,79 ± 0,27	+
C	4,23 ± 0,24	3,90 ± 0,32	-
D	2,01 ± 0,08	1,95 ± 0,16	-
E	1,83 ± 0,11	1,71 ± 0,14	-
F	1,34 ± 0,06	1,27 ± 0,17	-
G	3,81 ± 0,16	4,00 ± 0,22	-
H	1,01 ± 0,01	1,00 ± 0,01	-
I	0,48 ± 0,02	0,42 ± 0,02	+
J	0,24 ± 0,02	0,22 ± 0,01	-

- A - Longueur de la glumelle (mm)
 B - Longueur de la glume supérieure (mm)
 C - Longueur de la glume inférieure (mm)
 D - Largeur de la glumelle (mm)
 E - largeur de la glume supérieure (mm)
 F - Largeur de la glume inférieure (mm)
 G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)
 H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)
 I - Diamètre de la feuille (mm)
 J - Epaisseur de la feuille (mm)

TABLEAU XXVI

COMPARAISON DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES QUANTITATIFS DES POPULATIONS
PRUINEUSES (p) ET NON PRUINEUSES (np) DU BRIANCONNAIS

	Silice			Calcaire		
	69B35p	69B35np	≠	70B7np	70B8p	≠
A	5,14 ± 0,32	5,14 ± 0,21	-	4,97 ± 0,16	4,89 ± 0,21	-
B	4,79 ± 0,27	4,90 ± 0,22	-	4,41 ± 0,18	4,24 ± 0,24	-
C	3,90 ± 0,32	3,92 ± 0,24	-	3,51 ± 0,14	3,43 ± 0,18	-
D	1,95 ± 0,16	1,93 ± 0,14	-	2,03 ± 0,06	2,05 ± 0,07	-
E	1,71 ± 0,14	1,67 ± 0,12	-	1,78 ± 0,06	1,79 ± 0,10	-
F	1,27 ± 0,17	1,19 ± 0,08	-	1,23 ± 0,05	1,25 ± 0,07	-
G	4,00 ± 0,22	4,07 ± 0,28	-	3,88 ± 0,11	4,03 ± 0,16	-
H	1,00 ± 0,01	1,02 ± 0,02	-	1,00 ± 0,01	1,01 ± 0,01	-
I	0,42 ± 0,02	0,45 ± 0,02	-	0,50 ± 0,02	0,52 ± 0,04	-
J	0,22 ± 0,01	0,25 ± 0,01	+	0,25 ± 0,02	0,26 ± 0,02	-

A - Longueur de la glumelle (mm)

B - Longueur de la glume supérieure (mm)

C - Longueur de la glume inférieure (mm)

D - Largeur de la glumelle (mm)

E - Largeur de la glume supérieure (mm)

F - Largeur de la glume inférieure (mm)

G - Longueur des stomates (10^{-2} mm)

H - Largeur des stomates (10^{-2} mm)

I - Diamètre de la feuille (mm)

J - Epaisseur de la feuille (mm)

génique ou en tout cas sous la dépendance d'un petit nombre d'allèles. Il n'est donc pas taxonomiquement important, bien qu'il ait un effet particulièrement visible sur les individus. Ceci explique le fait qu'il ait été pris en considération dans les classifications antérieures.

En conclusion à cette étude de la variation, on peut donc dire que, dans chaque population génétique envisagée, les individus diffèrent entre eux par divers caractères morphologiques. L'amplitude de variation de ces caractères est quelquefois plus grande que celle qui existe entre les divers taxons de la classification hackélienne. Il n'est pas du tout aberrant de comparer entre elles des populations d'un même taxon, à condition d'utiliser les valeurs moyennes des différents caractères étudiés. Cette comparaison nous permet de voir par quels caractères diffèrent les populations et aussi de savoir si les différences observées sont statistiquement significatives. Ceci nous amène à penser qu'il existe de légères discontinuités entre ces populations. Toute cette étude sur la variation a été faite sur du matériel d'herbier, dont les individus ne sont pas forcément au même stade de développement. En effet, les individus cultivés au jardin expérimental de Besançon ne fleurissent pratiquement pas, et ne peuvent pas être utilisés pour l'étude morphologique. Il n'est donc pas possible, de ce fait, d'éliminer la variation phénotypique due à l'influence des modifications du milieu. Ceci nous incite à une grande prudence dans l'énoncé de nos résultats.

Si nous nous référons au tableau XXI (p. 59) (regroupant les valeurs des différents caractères de toutes nos populations), nous constatons que l'amplitude de variation est assez grande, ce qui traduit que la prise en considération d'un faible nombre de caractères taxonomiques ne peut conduire à une bonne classification. Il est donc nécessaire d'envisager l'étude des populations génétiques, et non pas de considérer isolément les individus.

Après cette étude des différences qui n'est qu'un aspect de la taxonomie, nous allons étudier le problème que pose l'estimation des ressemblances qui présente un grand intérêt. Ce problème est actuellement résolu grâce aux méthodes mathématiques récentes utilisant l'ordinateur.

B. ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

Au cours de cette étude numérique nous avons utilisé les mêmes caractères taxonomiques que ceux employés pour l'analyse statistique. Nous y avons seulement adjoint quelques traits "qualitatifs" comme la disposition du sclérenchyme, la scabréité des feuilles et chaumes et le nombre de nervures des feuilles (tableau XXVII p. 68). En vue de préciser le polymorphisme des populations, nous avons pris, dans un premier temps, les individus comme unité opérationnelle. Une telle étude permet de circonscrire les limites de la variation des populations et de connaître les caractères qui en sont à l'origine.

Nous avons ensuite considéré les populations comme unités opérationnelles, en tenant compte des valeurs moyennes des caractères "quantitatifs" et en supprimant les traits "qualitatifs". Nous examinerons successivement ces deux types d'analyse.

I. ANALYSE FACTORIELLE PORTANT SUR LES INDIVIDUS

Les caractères utilisés sont ceux regroupés dans le tableau XXVII (p. 68). Cette analyse a porté sur 27 populations comprenant au total 280 individus (tableau I p. 7 et 8).

La carte factorielle de la figure 35 de la planche 16 montre l'existence de plusieurs nuages de points. Chacun de ces nuages comporte des individus appartenant à plusieurs populations génétiquement différentes. Si on superpose à cette carte relative aux individus celle relative aux caractères (figure 35 de la planche 16), on remarque immédiatement que tous les traits "quantitatifs" sont rassemblés près de l'origine : ils ne sont donc pas discriminants. Par contre, les caractères "qualitatifs" comme le nombre des nervures (W), le caractère peu scabre ou très scabre des feuilles et chaumes (U) ainsi que l'abondance du sclérenchyme (T) se superposent assez bien aux différents nuages. Ils sont donc à l'origine du classement observé. C'est ainsi que le nuage noté 1, qui comporte des individus hexaploïdes et tétraploïdes, provenant respectivement des Alpes maritimes et du Briançonnais-

TABLEAU XXVII

LISTE DES CARACTERES TAXONOMIQUES UTILISES EN ANALYSE FACTORIELLE

- A - Longueur de la glumelle
- B - Longueur de la glume supérieure
- C - Longueur de la glume inférieure
- D - Largeur de la glumelle
- E - Largeur de la glume supérieure
- F - Largeur de la glume inférieure
- G - Longueur de l'arête
- L - Longueur du stomate
- M - Largeur du stomate
- P - Diamètre de la feuille
- Q - Epaisseur de la feuille
- T₁ - Sclérenchyme discontinu
- T₂ - Sclérenchyme continu
- U₁ - Feuilles peu scabres
- U₂ - Feuilles très scabres
- W₁ - 7 nervures
- W₂ - 6 nervures
- W₃ - 5 nervures

Queyras, s'agglutine autour du caractère T_1 qui correspond à la présence d'un faisceau continu de sclérenchyme. Le nuage noté 5, qui comporte des individus de populations diploïdes (Plateau d'Emparis, Vercors) et tétraploïdes (Briançonnais, Dolomites) correspond à des individus ayant des feuilles très scabres (caractère U_2) à 5 nervures (caractère W_3). Le nuage numéroté 6, qui regroupe des individus diploïdes provenant du plateau d'Emparis et du Vercors, et des individus tétraploïdes issus du Briançonnais, du Queyras et de la Vanoise, est proche du caractère W_2 correspondant à la présence de 6 nervures dans les feuilles. Il en va de même pour tous les autres nuages.

Ce classement n'est donc pas satisfaisant du point de vue biologique, puisqu'il comporte des ensembles génétiquement hétérogènes (à nombres chromosomiques variables, en particulier) qui sont caractérisés par des traits dont nous avons eu l'occasion de démontrer le polymorphisme (p. 44). Etant donné leur poids dans une telle analyse, poids qui provient d'ailleurs en partie de la méthode de codage utilisée, nous pensons qu'il est préférable de les abandonner pour rechercher une classification plus efficace. Il est d'ailleurs remarquable d'observer que ces caractères étaient ceux utilisés dans les anciennes classifications.

II. ANALYSE FACTORIELLE PORTANT SUR LES POPULATIONS

Cette deuxième analyse n'a porté que sur les 18 populations suivantes : 66-22, 66-23, 69B10, 69B35p, 69B35np, 70B2, 70B7np, 70B8p, 72B1, 72B2, 72B4, 72B5, 72B7, 72B9, 72B10, 72B11. En effet, nous avons dû supprimer 9 populations qui comprenaient moins de 5 individus. Cette analyse a porté sur les valeurs réelles des moyennes des différents caractères pour chacune des populations. Les caractères utilisés sont les mêmes que ceux qui ont servi à l'analyse factorielle portant sur les individus, excepté les caractères "qualitatifs" ainsi que la longueur de l'arête qui a un coefficient de variation très élevé. Ces différents caractères sont regroupés dans la planche 2 (figures 2, 3 et 4).

Les cartes factorielles des figures 36, 37 et 38 (planches 17, 18 et 19) sont relatives à des diagrammes obtenus selon les axes 1-2, 1-3 et 2-3, respectivement. La comparaison de ces 3 cartes factorielles nous permet de placer des coupures nettes entre les trois nuages. Mais il est remarquable de constater ici que l'un de ces nuages correspond au cytotype diploïde, un autre au cytotype tétraploïde et le troisième au cytotype hexaploïde. Il est aussi remarquable de constater que sur les cartes factorielles obtenues selon les axes 1-2 et 1-3, les populations tétraploïdes sont situées en position intermédiaire par rapport aux populations diploïdes et hexaploïdes.

Si on superpose à ces cartes relatives aux populations celles correspondant aux caractères, on constate que les populations diploïdes se regroupent autour des caractères E et F, respectivement largeurs de la glume supérieure et de la glume inférieure. Les populations hexaploïdes, quant à elles, s'agglutinent autour du caractère A (longueur de la glumelle). Les populations tétraploïdes sont intermédiaires pour ces caractères. On remarque que l'axe 1 correspond à un gradient de valeurs décroissantes de la taille des organes. Les populations diploïdes, qui possèdent les plus faibles valeurs moyennes, se situent normalement à l'extrémité de cet axe. Tout ceci confirme bien les résultats de l'étude statistique.

Le nuage correspondant aux populations tétraploïdes est le plus étalé et parfois même enclavé (figure 36 de la planche 17) dans les populations diploïdes et hexaploïdes. Ceci est peut-être ^{du} au plus grand nombre de populations tétraploïdes analysées.

Ces différentes cartes factorielles montrent donc les rapports qui existent entre les formes di-, tétra- et hexaploïdes et confirment la grande difficulté dans la détermination de nos différentes populations. Les différences que nous avons mises en évidence entre les populations calcicoles et silicicoles au cours de l'étude statistique n'apparaissent pas sur ces cartes factorielles. Mais il se peut qu'elles se manifestent du point de vue physiologique et non du point de vue morphologique. Une étude à ce sujet serait donc nécessaire. Il en est de même pour les différences entre les individus prumineux et non prumineux constituant certaines populations.

En conclusion, nous dirons donc que sur ces trois cartes factorielles (figures 36, 37, 38 des planches 17, 18 et 19), les trois cytotypes forment 3 nuages, se regroupant chacun autour de quelques traits morphologiques qui les caractérisent. Mais ces nuages sont très proches les uns des autres, ce qui laisse supposer que ces trois cytotypes appartiennent à la même unité taxonomique.

CONCLUSION A L'ANALYSE DE LA VARIATION MORPHOLOGIQUE

Dans chaque population génétique envisagée, les individus diffèrent entre eux par divers caractères morphologiques. L'amplitude de variation de ces caractères est parfois plus grande que celle qui existe entre les divers taxons de la classification hackélienne. Mais notre étude n'ayant pas pu porter sur du matériel cultivé dans des conditions homogènes, il n'a donc pas été possible, de ce fait, d'éliminer la variation phénotypique due à l'influence des modifications du milieu.

L'analyse factorielle des correspondances portant sur les individus nous donne un classement non satisfaisant du point de vue biologique, puisqu'il regroupe des ensembles génétiquement hétérogènes, en particulier à nombre chromosomique variable. Les caractères "qualitatifs", qui sont à l'origine de ce classement, sont précisément ceux dont nous avons eu l'occasion de démontrer le polymorphisme. Ce sont ces mêmes caractères qui étaient utilisés par les anciens systématiciens, ce qui nous incite à penser que certaines unités hackéliennes ne sont certainement que des formes individuelles et non des ensembles de populations mendéliennes.

L'analyse factorielle des correspondances portant sur les populations nous montre quant à elle, un classement regroupant les populations de chaque cytotype, les populations tétraploïdes étant situées en position intermédiaire par rapport aux populations di- et hexaploïdes. Ces 3 ensembles de populations sont très proches les uns des autres, ce qui nous laisse prévoir de grandes difficultés pour rapporter chacune d'elles à une unité de classification.

Les résultats de l'analyse factorielle confirment donc ceux de l'étude statistique : nos trois cytotypes sont statistiquement différents.

Mais il est impossible de se fonder sur les seuls faits morphologiques pour prédire le nombre chromosomique d'un individu ou d'une population. C'est ainsi que la population 69B10 provenant des Dolomites, qui aurait pu être considérée comme diploïde en égard à ces caractères morphologiques, est en fait tétraploïde.

Tout ceci nous amène à penser que nos trois cytotypes appartiennent à un même taxon : le var. *scabriculumis*. Nous envisagerons cette hypothèse dans la discussion finale que nous allons entreprendre à présent.

RESUME ET CONCLUSIONS

L'examen des données bibliographiques concernant le *Festuca varia* Haenke s.l. montre qu'il existe un grand polymorphisme au niveau de ce taxon. Un grand nombre de ssp., var. et svar. définis par E. HACKEL (1882) et A. SAINT-YVES (1927) ne diffèrent que par des caractères minimes (diamètre foliaire, nombre de nervures, etc...). Il en résulte une grande difficulté pour rapporter un individu à cette classification, comme en témoignent les longues formules qu'on trouve fréquemment dans les parts d'herbiers (par exemple : *Festuca varia* ssp. *eu-varia* var. *scabriculum* svar. *vulgaris forma inter* var. *genuinam* et *scabriculum* ambig. ou encore *Festuca varia* ssp. *eu-varia* var. *scabriculum* svar. *typica forma inter* var. *scabriculum* et ssp. *pumilam medium ten.*).

Par ailleurs si on examine la variabilité des individus au sein des populations mendéliennes, il apparaît que chacune de celles-ci est presque toujours constituée de plusieurs taxons hackéliens. Ceci démontre clairement qu'une systématique basée sur l'étude morphologique d'individus isolés ne peut pas être efficace.

Le polymorphisme n'existe pas seulement au niveau morphologique mais aussi sur le plan caryologique. C'est ainsi qu'une même unité, *Festuca varia* ssp. *eu-varia* var. *genuina* sv. *typica* est constituée de populations diploïdes et tétraploïdes ($2n = 14$ et $2n = 28$ (R. de LITARDIERE, 1950)).

Cette situation est tout à fait comparable à celle trouvée dans d'autres groupes systématiques, notamment les *Festuca* gr. *ovina*, où l'application des méthodes modernes de la systématique a permis d'expliquer le polymorphisme et a conduit à adopter une classification plus efficace.

Il nous a paru intéressant d'envisager une étude comparable sur le *Festuca varia* en nous limitant, dans un premier temps, à la caryologie et l'analyse numérique. Nous avons utilisé 29 populations provenant essentiellement des Alpes françaises : Alpes maritimes, Briançonnais, Queyras, Vercors, Devoluy, Plateau d'Emparis, Vanoise.

Les principaux résultats auxquels nous sommes parvenus peuvent se résumer de la manière suivante :

1) D'ordre caryologique

Nous avons observé trois cytotypes :
 diploïde : $2n = 14$
 tétraploïde : $2n = 28$
 hexaploïde : $2n = 42$

Ces trois cytotypes, dont un découvert pour la première fois ($2n = 42$), sont sans rapport avec les anciennes classifications. Par contre, ils ont une distribution assez régulière, du moins dans le territoire que nous avons prospecté. C'est ainsi que les populations diploïdes proviennent des Préalpes d'où elles s'avancent jusqu'au col du Galibier ; les cytotypes tétraploïdes semblent propres aux massifs centraux alpins tandis que les hexaploïdes sont localisés dans les Alpes maritimes.

L'examen des mitoses montre que ce sont des allopolyploïdes vrais. Il semble que l'origine de cette polyploïdisation soit assez récente et que, conformément à la théorie de C. FAVARGER (1962) les polyploïdes se sont formés au cours des dernières périodes glaciaires. Les cytotypes diploïdes se seraient réfugiés dans les Préalpes (Vercors-Devoluy). On les retrouve dans la vallée de la Romanche (R. de LITARDIERE, 1950) et sur le massif du Galibier. Les cytotypes tétraploïdes seraient restés dans les massifs internes des Alpes (Briançonnais, Queyras) alors que les hexaploïdes se seraient installés dans les Alpes maritimes d'où les diploïdes auraient disparu.

L'étude des caryogrammes des trois cytotypes montre qu'il existe entre eux des différences qui sont plus ou moins significatives. L'absence de ponts anaphasiques d'inversion à la méiose nous autorise à penser que des modifications structurales importantes ne sont pas la source de la variabilité de ce groupe.

Nous avons signalé la présence assez régulière de chromosomes B dans chacun des trois cytotypes. La méiose n'est pas perturbée par ces éléments. Toutefois l'étude comparée d'individus ayant 1 ou 2 chromosomes surnuméraires semble indiquer qu'ils ne sont pas génétiquement inertes mais susceptibles d'augmenter le polymorphisme morphologique.

2) D'ordre morphologique

a) A l'aide des méthodes statistiques classiques nous avons pu déterminer l'amplitude de variation des différents caractères morphologiques. Nous avons mis en évidence une variabilité individuelle au sein d'une même population, se traduisant au niveau des caractères morphologiques quantitatifs et qualitatifs. Cette variabilité individuelle laisse prévoir que le classement des individus va soulever de grandes difficultés et qu'une taxonomie basée sur l'examen d'individus isolés ne peut pas être biologiquement efficace.

Nous avons constaté au cours de cette étude une variabilité inter-populations, au niveau d'un même cytotype et entre les trois cytotypes. Mais toute cette étude n'a porté que sur du matériel d'herbier, ce qui nous incite à une grande prudence dans l'énoncé de nos résultats. En effet, il ne nous a pas été possible d'éliminer la variation phénotypique due à l'influence directe des conditions de milieu.

Il apparaît donc que les populations des trois cytotypes diffèrent significativement entre elles : les cellules et les organes ont des dimensions d'autant plus importantes que le degré de polyploïdie est élevé. Mais cette relation n'est pas absolue et dans le cas de la population tétraploïde des Dolomites, les valeurs des différents caractères morphologiques correspondent plutôt à celles des populations diploïdes. Il est donc impossible, dans ce cas, de prédire le nombre chromosomique d'après la simple analyse morphologique.

b) L'analyse factorielle des correspondances portant sur les individus conduit à un classement qui n'est pas satisfaisant du point de vue biologique. Il comporte, en effet, des ensembles génétiquement hétérogènes, caractérisés par des traits morphologiques dont nous avons démontré le polymorphisme.

Ce sont essentiellement les caractères qu'utilisaient les anciens systématiciens et que nous avons éliminés lors de l'analyse factorielle portant sur les populations. Cette deuxième analyse nous montre une faible différenciation en trois ensembles correspondants aux trois cytotypes 2x, 4x et 6x. Mais ces trois ensembles sont très proches les uns des autres, ce qui laisse donc supposer que les trois cytotypes appartiennent à la même unité taxonomique.

Il résulte donc de tout ce qui précède qu'il existe un grand polymorphisme morphologique, écologique et caryologique.

Le seul classement que l'on peut obtenir correspond aux cytotypes. Il ne se superpose pas aux classifications de la systématique classique. Il semble que toutes les unités systématiques de celle-ci, s'appuyant sur des caractères dont la variabilité est très importante au sein d'une population mendélienne, sont très artificielles. Pour toutes ces raisons, il semble préférable de rapporter la totalité des populations envisagées du *Festuca varia* à une seule unité taxonomique. Du point de vue de la nomenclature, diverses raisons nous incitent à adopter la dénomination *Festuca varia* ssp. *scabriculum* : en effet, toutes nos populations présentent des caractères du ssp. *eu-varia* var. *scabriculum* de R. HACKEL et ce taxon est (selon A. SAINT-YVES) largement répandu dans les Alpes maritimes. Il nous semble opportun de l'élever au rang de sous-espèces et de nous contenter de traduire la variabilité caryologique et morphologique en mentionnant le degré de polyploïdie des cytotypes. Ceci a l'avantage de ne pas alourdir la nomenclature et de préciser la nature de la variation.

En dépit de ces résultats nous n'ignorons pas que de nombreux problèmes relatifs au polymorphisme de ce taxon restent encore sans réponse. C'est ainsi, par exemple, que les populations d'un cytotype donné qui prospèrent dans des conditions écologiques variées peuvent fort bien être physiologiquement différenciées sans que cela se traduise au niveau des caractères morphologiques. Seules des expériences écophysiologiques peuvent apporter une solution à cette question. De la même manière il est probable que des analyses chimiques précises, notamment au niveau des protéines et des acides aminés, apporteraient des précisions sur cette différenciation inter-popula-

lations. Enfin nous avons conscience que les conclusions taxonomiques auxquelles nous arrivons à l'aide de nos premiers résultats ne sont qu'une première approche et subiront certainement des modifications quand on pourra réaliser une étude plus générale sur l'ensemble de l'aire de l'espèce.

Néanmoins, malgré ces lacunes et imperfections, nous espérons que les éléments réunis dans le présent mémoire contribueront à faire progresser nos connaissances systématiques de ce groupe connu pour sa complexité.

BIBLIOGRAPHIE

- PATTACCLIA E. - 1964 - Cytogenetics of B-chromosomes. *Caryologia*, 17, 1, 245-299.
- BENZECRI J.P. - 1966 - Leçon sur l'analyse factorielle et la reconnaissance des formes. Inst. Statistique Univ. Paris, Cours ronéotypé.
- BIDAULT M. - 1965 - Etude biosystématique du *Festuca ovina* L. ssp. *eu-ovina* Hack. var. *glauca* Hack. svar. *macrophylla* St-Y.. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 112, 5-6, 239-251.
- BIDAULT M. - 1968 - Essai de Taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* s.l. dans le sud-est de la France (Thèse Doct. Etat). *Rev. Cytol. et Biol. vég.*, 31, 217-356.
- BIDAULT M. - 1971 - Variation et spéciation chez les végétaux supérieurs. *Notions fondamentales de systématique moderne*. Ed. Doin, Paris, 145 p.
- BLAISE S. - 1970 - Révision biosystématique de quelques taxons du genre *Myosotis* L.. Thèse Doct. Sc. Nat., Orsay, 305 p.
- BONNIER G. - 1934 - Flore complète de France, Suisse et Belgique. T. XII. Librairie générale de l'enseignement, Paris, 118 p.
- BOSEMARK N.O. - 1950 - Accessory chromosomes in *Festuca pratensis* Huds.. *Hereditas*, 36, 366-368.
- BOWMAN J.G., THOMAS H. - 1973 - B chromosomes and chromosome pairing in *Lolium perenne* x *Festuca arundinacea* Hybrid. *Nature New Biology*, 245, 142, 80-81.
- BRANDBERG B. - 1949 - On the chromosome numbers of some species of *Festuca* sect. *ovinae*. *Archiv. för Bot.*, 33 B, 3, 1-4.
- CARTIER D. - 1970 - Etude biosystématique de quelques espèces du genre *Plantago* (Tourn.) L. (sections *Coronopus* D.C. et *Oreades* Decne). Thèse Doct. Sc. Nat., Orsay, 220 p.
- *
CLYMO R.S. - 1962 - An experimental approach to part of the calcicole problem. *J. Ecol.*, 50, 707-731.
- CORDIER B. - 1965 - Sur l'analyse factorielle des correspondances. Thèse Spécialité, Rennes.
- COSTE H. - 1937 - Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. Paris, 2ème tirage.
- *CASPERSON T., ZECH L., MODEST E.J., FOLEY G.E., WAGH U. et SIMMONSON E. - 1962 - Chemical differentiation with fluorescent alkylating agents in *Vicia faba* metaphase chromosomes. *Exp. Cell. Res.*, 58, 128-140.

DARLINGTON C.D. - 1965 - *Cytology*. Londres, 768 p.

✱

DUPRAW E.J. - 1965 - Non-Linnean Taxonomy and the systematics of Honeybess. *Systematic. Zool.*, 14, 1-24.

EHRENDORFER F. - 1962 - Les mécanismes cytogénétiques de la micro-évolution chez les Angiospermes. *Rev. Cytol. et Biol. vég.*, 25, 3-4, 267-275.

ESSAD S., ARNOUX J. et MAIA N. - 1966 - Contrôle de validité des caryogrammes. Application au caryotype de *Lolium perenne* L. *Chromosoma*, 20, 202-220.

FAVARGER C. - 1950 - Polyploïdie et vicariance dans la flore alpine. *Arch. Julius Klaus Stift.*, 25, 472-477.

FAVARGER C. - 1962 - Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpines et jurassiennes. *Rev. Cytol. et Biol. vég.*, 25, 3-4, 397-410.

FAVARGER C. - 1964 - Recherches cytotaxonomiques sur quelques *Erysimum*. *Bull. Soc. bot. Suisse*, 74, 5-40.

FAVARGER C. - 1965 - Note de caryologie alpine. *Bull. Soc. Neuchat. Sci. Nat.*, 88, 5-60.

FAVARGER C. et VILLARD M. - 1965 - Contribution à la cytotaxonomie et à la cytogéographie des Marguerites d'Europe *Chrysanthemum Leucanthemum* L. et taxa voisins. *C. R. Acad. Sci.*, D, Fr., 261, 497-498.

GARDOU Ch. - 1970 - Recherches biosystématiques sur la section *Jacea* Cass. et quelques sections voisines du genre *Centaurea* L. en France et dans les régions limitrophes. (Thèse Doct. Sci. Nat, Orsay). *Feddes Repertorium*, Band 83, Heft 5-6, 311-472, 1972.

GASQUEZ J. - 1971 - Apport de quelques méthodes modernes de la taxonomie à l'étude de *Festuca ovina* L. ssp. *macrophylla* (St-Y.) Bid. (Thèse Spécialité). *Ann. Scient. Univ. Besançon, Botanique*, 10, 43-116.

GERVAIS C. - 1965 - Nombre chromosomique de quelques graminées. *Bull. Soc. Neuchat. Sci. Nat.*, 88, 61-64.

GORENFLOT R. - 1963 - Autoallopolyploïdie expérimentale chez *Plantago coronopus* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 110, 3-4, 76-91.

GORENFLOT R. - 1964 - Stérilité et chromosome surnuméraire chez le *Plantago coronopus* L. *C. R. Acad. Sci.*, D, Fr., 258, 321-324.

GUINOCHET M. - 1938 - Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée. Thèse Doct. Sci. Nat., Lyon, 458 p.

GUITTONNEAU G.G. - 1970 - Contribution à l'étude biosystématique du genre *Erodium* L'Hérit. dans le bassin méditerranéen occidental. Thèse Doct. Sci. Nat., Orsay, 171 p.

*DISTECHE C., HAUSMAN-HAGEMELJER A.M. et FREDERIC J. - 1971 - Enregistrements détaillés des courbes de distribution de la fluorescence des chromosomes humains, par une application nouvelle de microdensitométrie. *C. R. Acad. Sci.*, D, Fr., 273, 92-94.

- HACKEL E. - 1882 - *Monographia Festucarum Europaeum*. Kassel, Berlin, 216 p.
- HUON A. - 1970 - *Les fétuques de l'ouest de la France. Recherches de biosystématique et de biogéographie*. Thèse, Rennes. 298 p.
- LITARDIERE R. De - 1922 - Notes sur quelques *Festuca* des Alpes, des Cévennes et des Pyrénées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LXIX, 179-184.
- LITARDIERE R. De - 1945 - Contribution à l'étude du genre *Festuca*. *Candollea*, X, 103-146, 1943-1946.
- LITARDIERE R. De - 1950 - Nombre chromosomique de diverses Graminées. *Bol. Soc. Broteriana*, 2e s., 24, 79-87.
- LÖVE A. et D. - 1943 - The significance of differences in the distribution of diploids and polyploids. *Hereditas*, 29, 145-163.
- LÖVE A. et LÖVE D. - 1961 - Chromosome numbers of central and northwest European plant species. *Opera botanica*, 5, p. 43.
- MUNTZING A. - 1936 - The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas*, 21, 263-378.
- MUNTZING A. - 1946 - Different chromosome numbers in root tips and pollen mother cells in a sexual strain of *Poa alpina*. *Hereditas*, 32, 127-129.
- MUNTZING A. - 1948 - Accessory chromosomes in *Poa alpina*. *Heredity*, 2, 49-61.
- O'MARA J.G. - 1948 - Acetic acid methods for chromosome studies at prophase and mitophase in meristems. *Stain. Technol. U.S.A.*, 23, 201-204.
- PARREAUX M.J. - 1972 - Recherches biosystématiques sur quelques *Festuca* du groupe *laevis* Hack. du sud-est de la France. (Thèse Spécialité). *Ann. Scient. Univ. Besançon, Botanique*, 3e série, 13, 69-156.
- RITTER J. - 1973 - Sur la caryologie et la phytosociologie de quelques espèces d'un secteur des Préalpes Françaises. *C. R. Soc. Biol.*, 167, 7, p. 240.
- ROUGEOT M.C. - 1972 - Etude de la variation de quelques populations de *Festuca varia* Haenke s.l. des Alpes Françaises. D.E.A., Fac. Sci., Besançon.
- ROUY G. - 1913 - *Flore de France*, XIV, 211-216.
- SAINT-YVES A. - 1913 - Les *Festuca* de la section *Eu-Festuca* et leurs variations dans les Alpes Maritimes. *Ann. Conserv. et Jard. Bot. Genève*, 218 p.
- SAINT-YVES A. - 1927 - TENTAMEN. Claves analyticae festucarum veteris orbis (subgen. *Eu-Festucarum*). *Rev. Bretonne de Bot.*, 2, p. 214.
- SARMA N.P. et NATARAJAN A.T. - 1973 - Identification of heterochromatic regions in the chromosomes of rye. *Hereditas*, 74, 233-238.
- A.K. SHARMA et A. SHARMA - 1965 - *Chromosomes techniques. Theory and practice*. Londres, 474 p.

- SIMPSON G.G., ROE A. et LEWONTIN R.C. - 1960 - *Quantitative Zoology*. New-York, 440 p.
*
- SNAYDON R.W. et BRADSHAW A.D. - 1961 - Differential responses to calcium within the species *Festuca ovina* L. *New Phytol.*, 60, 219-231.
- SOKAL R.R. et SNEATH P.H.A. - 1963 - *Principles of Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman and Co., San Francisco and London, 359 p.
- STÄHLIN A. - 1929 - Morphologische und zytologische Untersuchungen an Gramineen. I.II. *Wiss. Arch. Landwirtsch.*, 1, 330-398.
- STEBBINS G.L. - 1950 - *Variation and Evolution in plants*. Columbia University Press, New York, 6e éd., 643 p.
- TISCHLER G. - 1935 - Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiosperm, erläutert an den Arten Schleswig Holsteins mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrb.*, 67, 1-36.
- TURESSON G. - 1922 - The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, 3, 211-350.
- TURESSON G. - 1925 - The plant species in relation to habitat and climate. Contribution to the knowledge of genecological units. *Hereditas*, 6, 147-236.
- TURESSON G. - 1929 - Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. *Hereditas*, 12, 323-333.
- TURESSON G. - 1931 - The selective effect of climate upon the plant species. *Hereditas*, 14, 99-152.
- VOSA C.G. - 1970 - Heterochromatin Recognition with Fluorochromes. *Chromosoma*, (Berl.) 30, 366-372.
- WATSON P.J. - 1958 - The distribution in Britain of diploid and tetraploid races within the *Festuca ovina* group. *The New Phytologist*, 57.
- *SMITH F.J., OUD J.L. et JONG J.H. - 1973 - A standard Karyogram of *Petunia hybrida* Hort. *Genetica*, 44, 474-484.

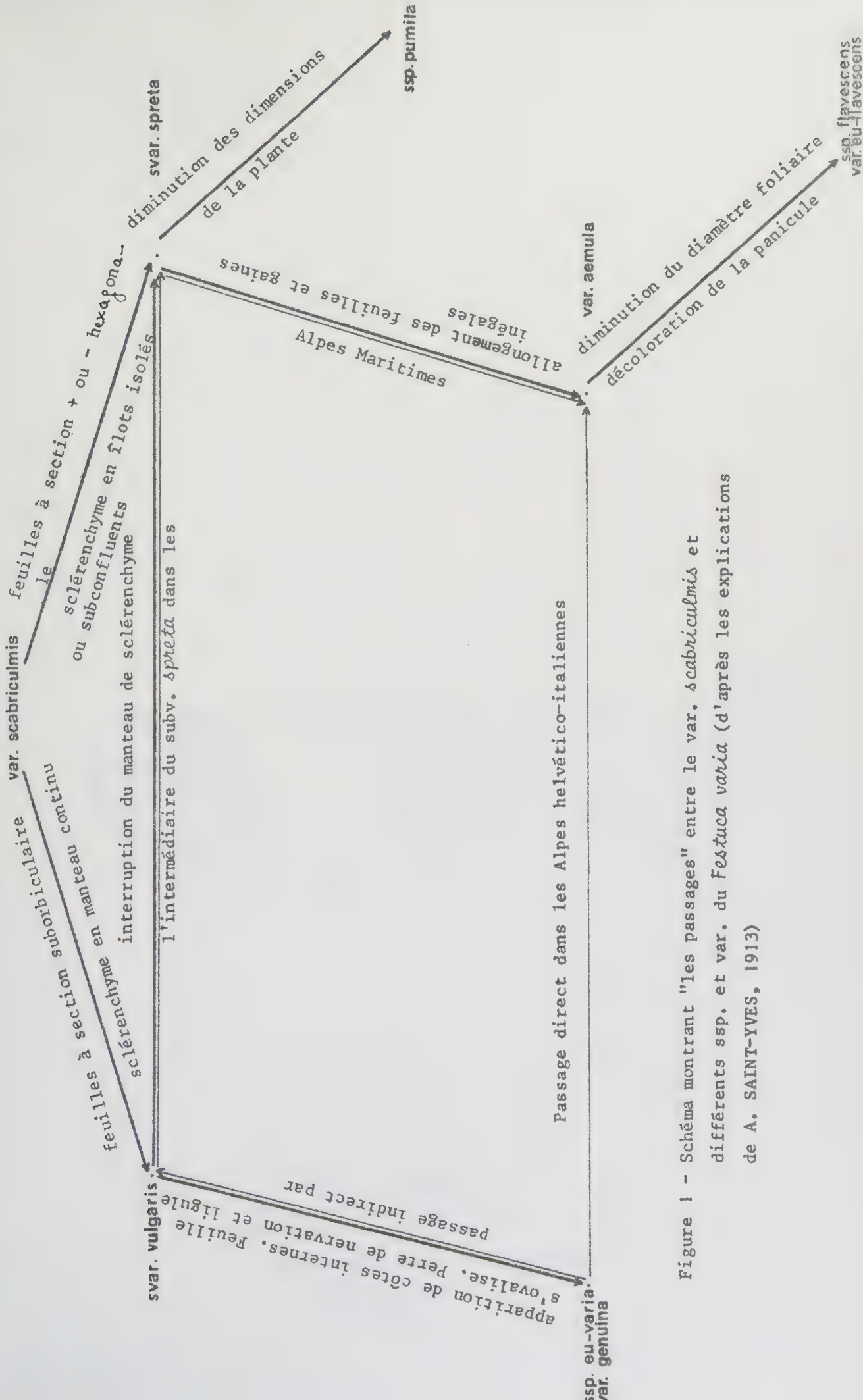


Figure 1 - Schéma montrant "les passages" entre le var. *scabriculum* et différents ssp. et var. du *Festuca varia* (d'après les explications de A. SAINT-YVES, 1913)

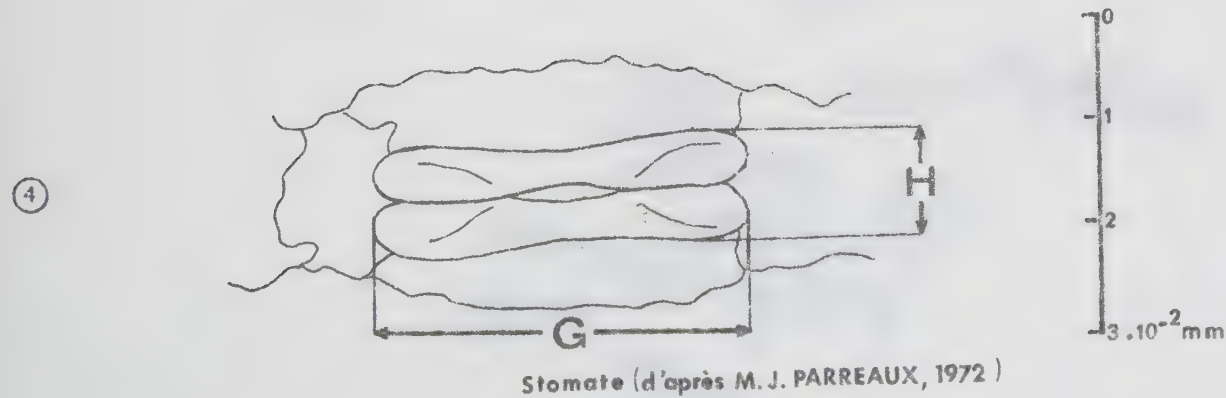
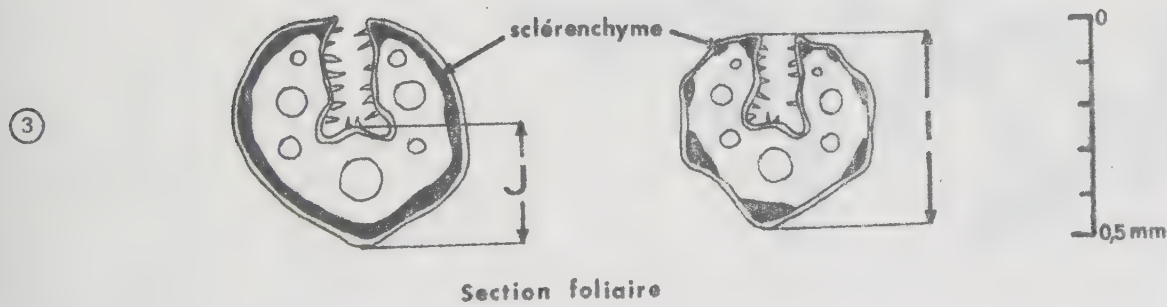
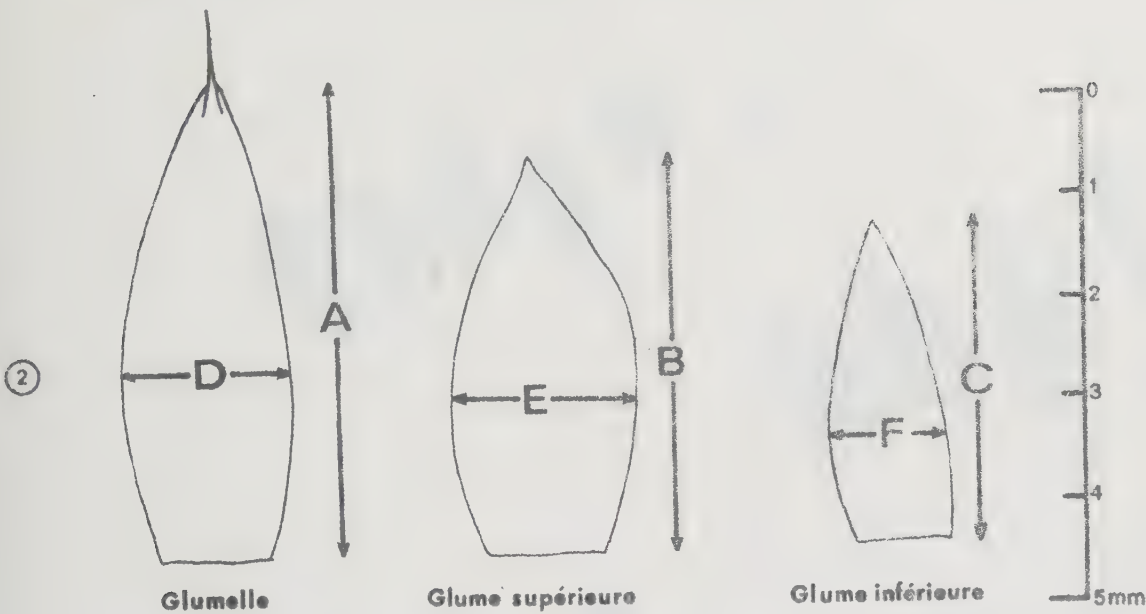
Caractères taxonomiques utilisés

Figure 2 : pièces des épillets

PL.2

Figure 3 : section foliaire

Figure 4 : stomates



Métaphase I de la méiose pollinique des cytotypes diploïdes et tétraploïdes

Figures 5 et 6 : $n = 7$ (population 66-22)

Figure 7 : $n = 14 + 1B$ (population 72B9)

PL.3

Figure 8 : $n = 14$ (population 72B9)

(la flèche indique le chromosome B)

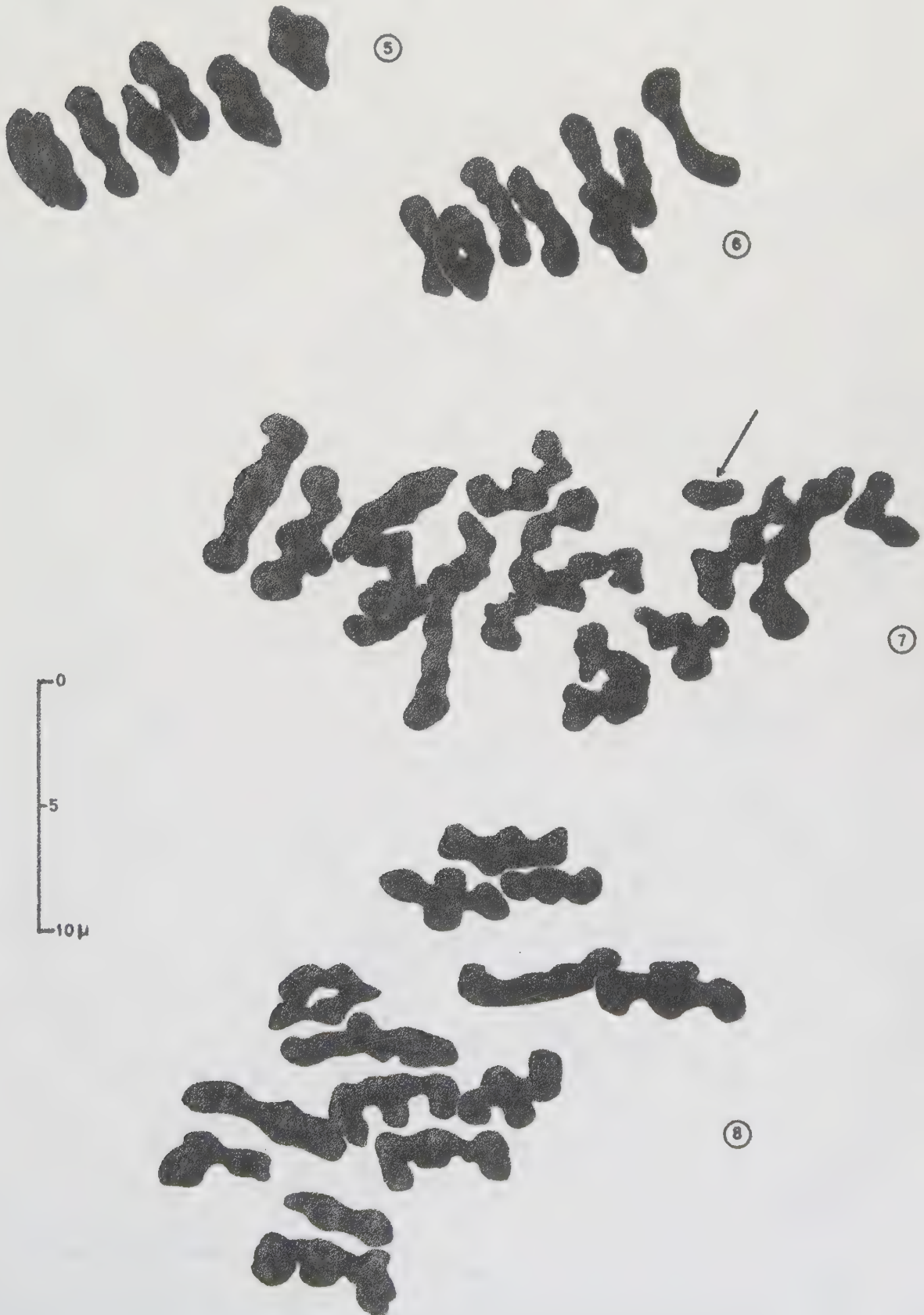


Figure 9 - Situation géographique des différents cytotypes dans l'aire étudiée.

Pl. 4

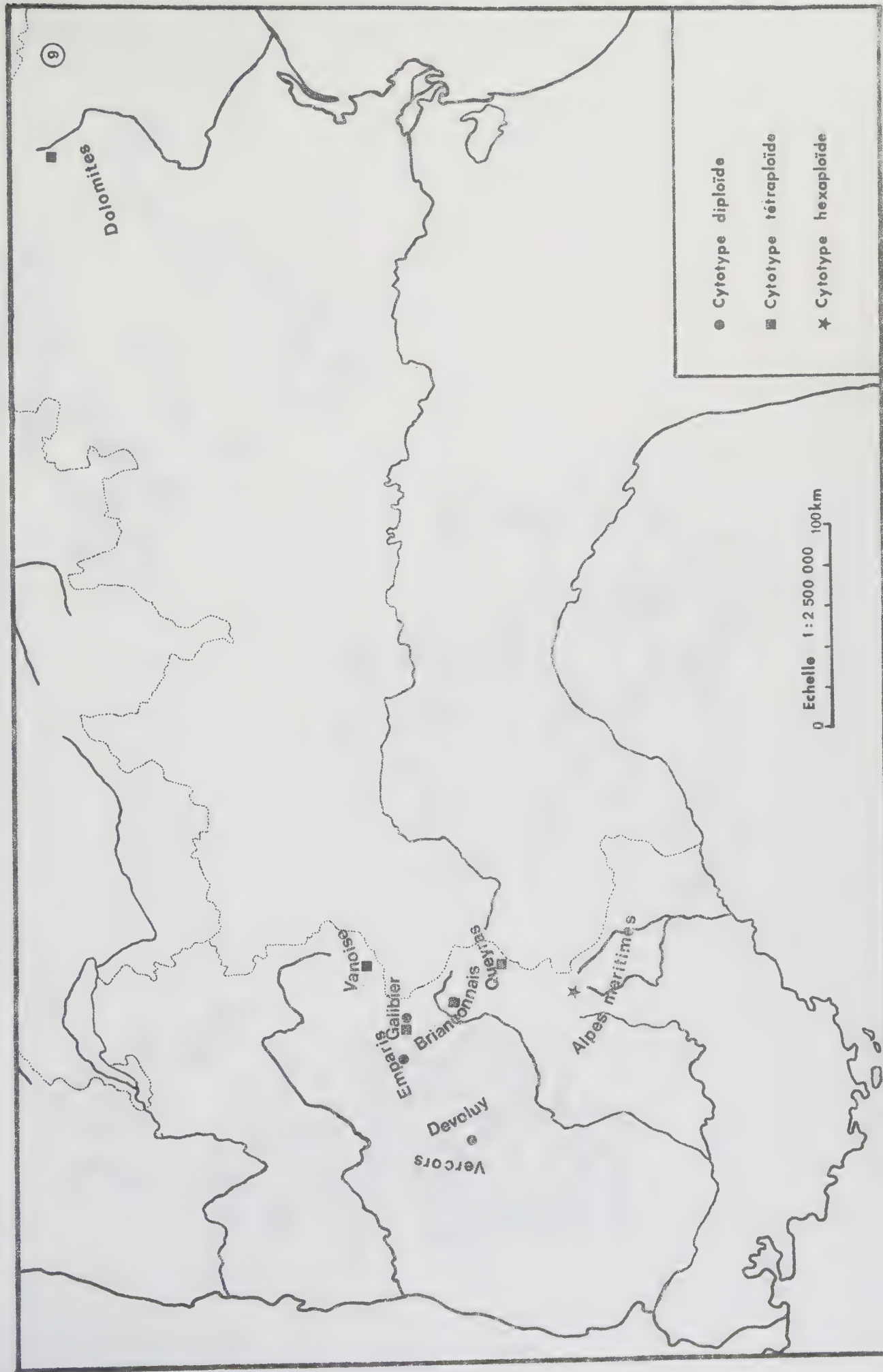
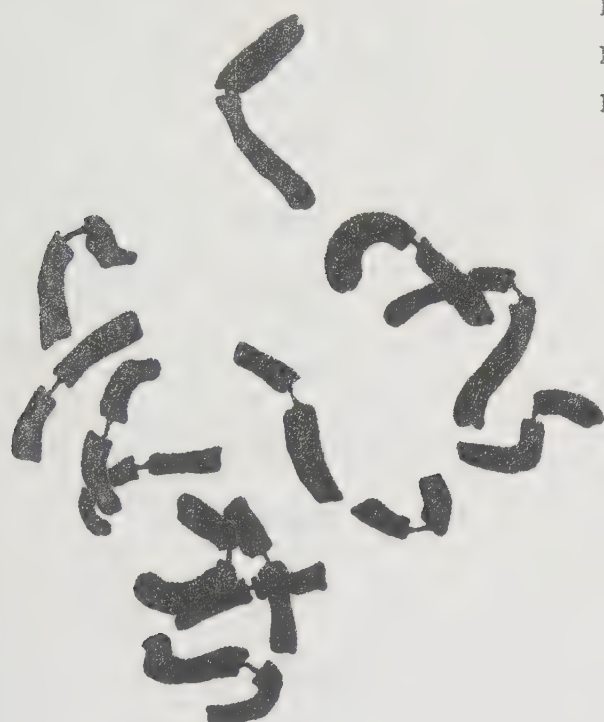


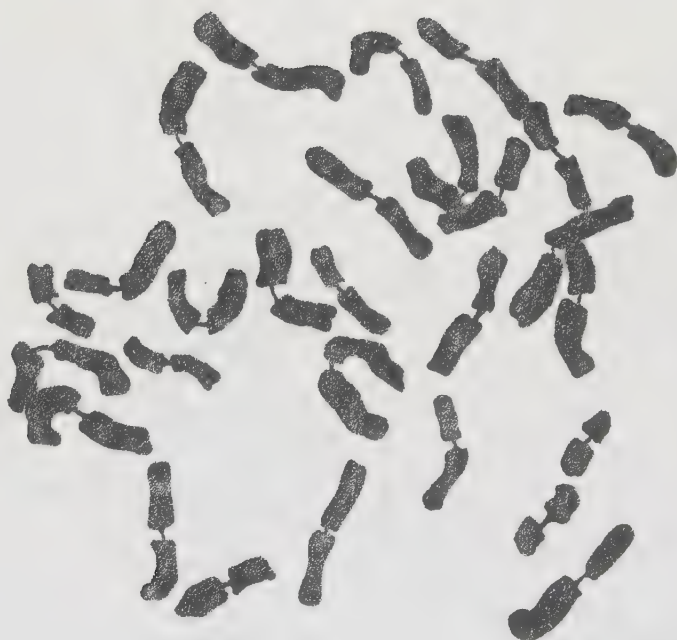
Figure 10 - population 72B7 : $2n = 14$

Figure 11 - population 72B5 : $2n = 28$

Figure 12 - population 72B2 : $2n = 42$



⑩



⑪

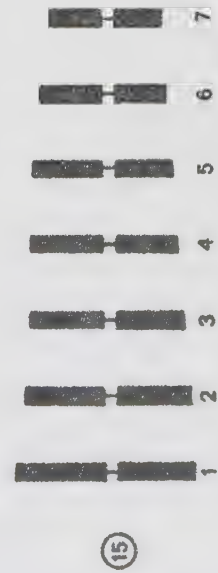
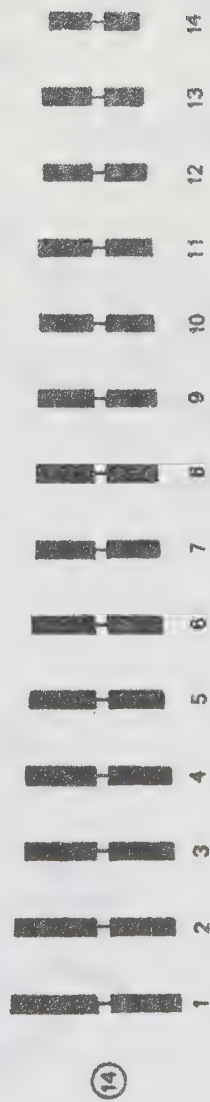
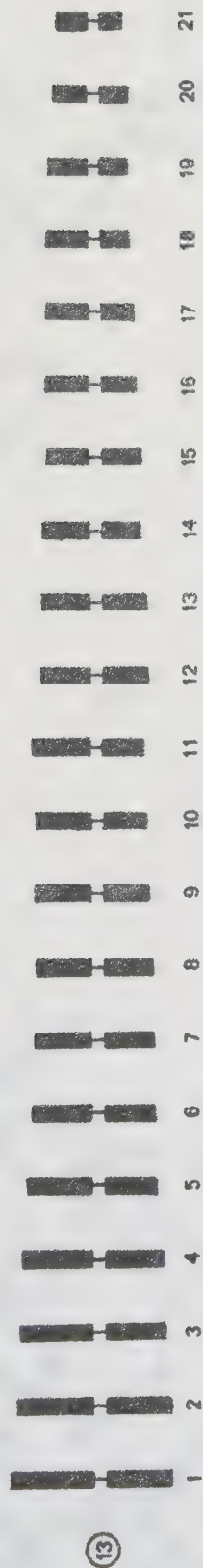


⑫

Figure 13 : hexaploïde

Figure 14 : tétraploïde

Figure 15 : diploïde



0 5 10μ

Plaques métaphasiques de mitoses somatiques montrant des constriction
secondaires (indiquées par une flèche)

PL.7

Figure 16 : population 72B4 : $2n = 14 + 1B$

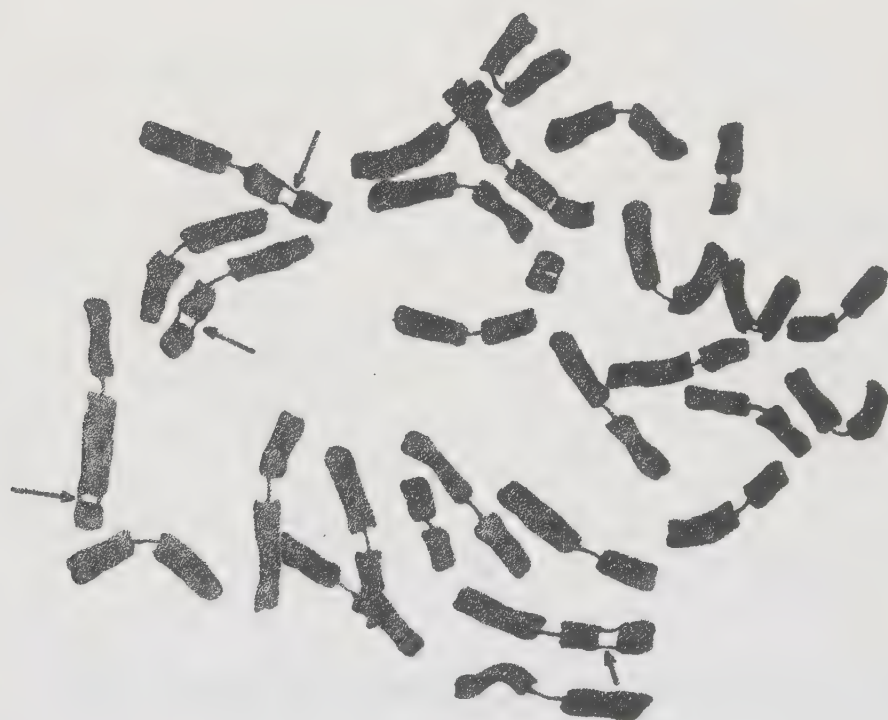
Figure 17 : population 72B9 : $2n = 28 + 1B$

Figure 18 : population 72B1 : $2n = 42 + 2B$



16

17



18



0
5
10 μ

Comparaison graphique des longueurs des paires extrêmes de chromosomes de chaque cytotype

Figure 19 : longueurs des grands bras et des petits bras

Figure 20 : longueurs totales

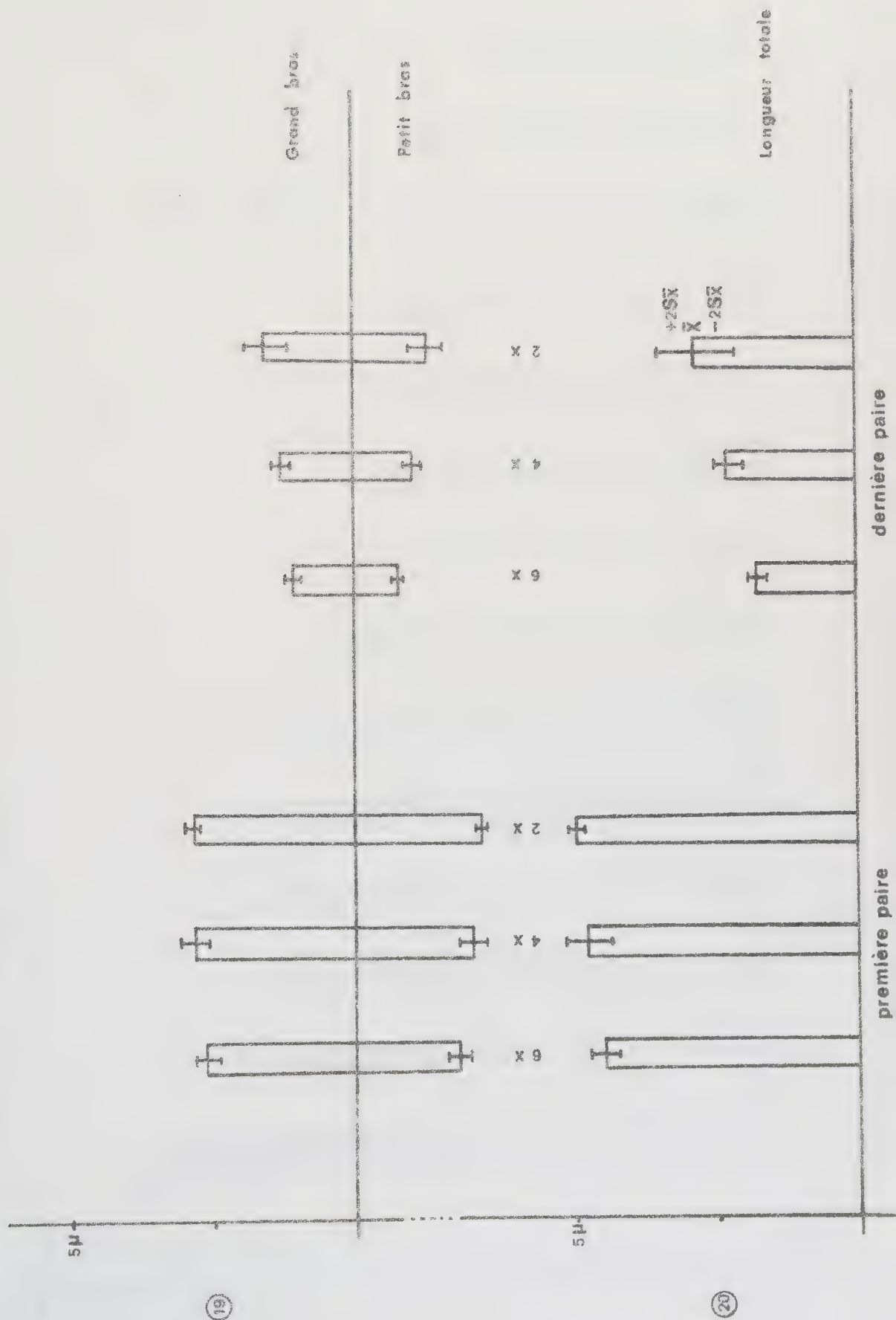
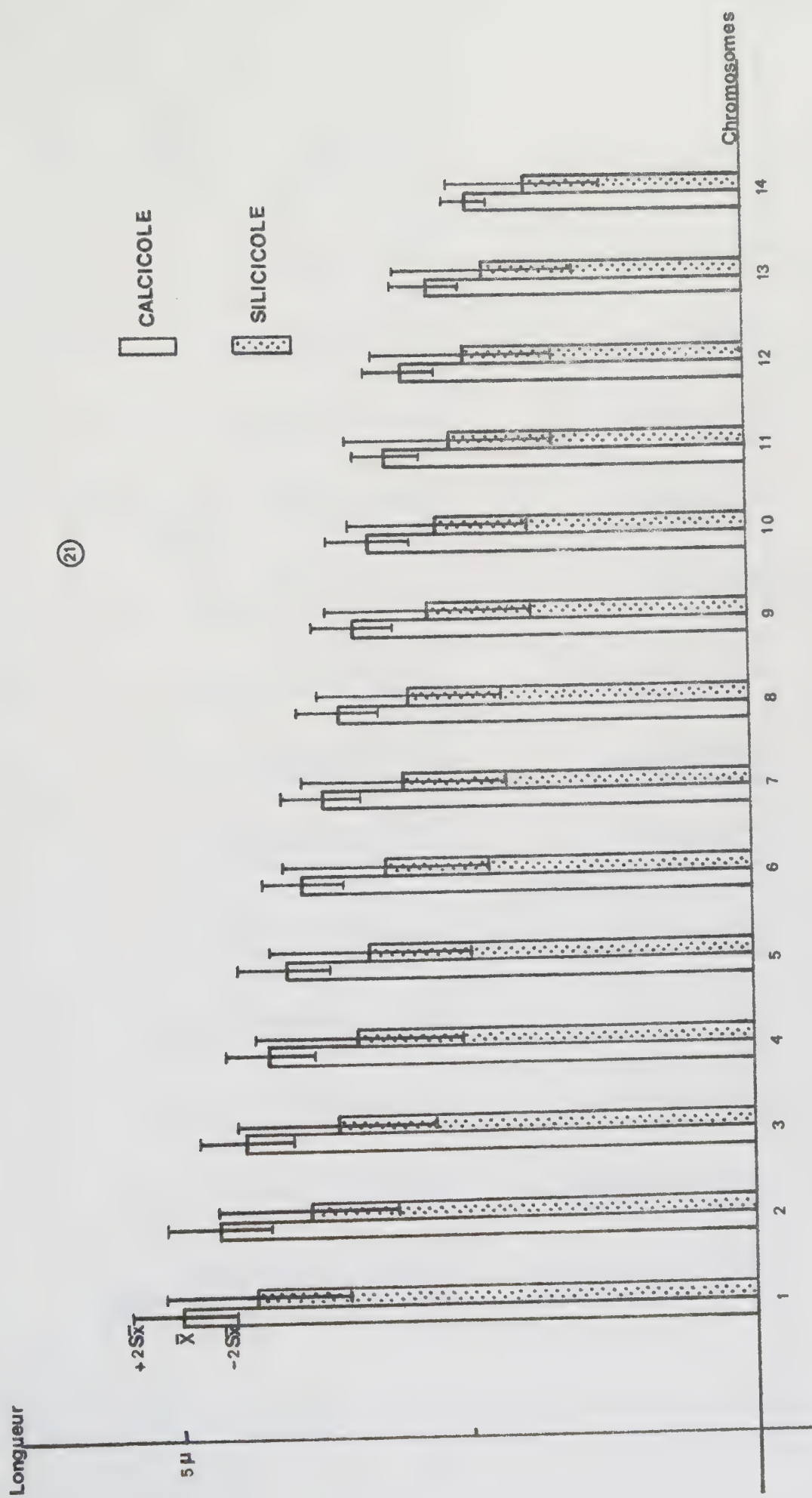


Figure 21 : Comparaison graphique des longueurs totales moyennes des chromosomes des cytotypes tétraploïdes
 calcicoles et silicicoles

PL.9



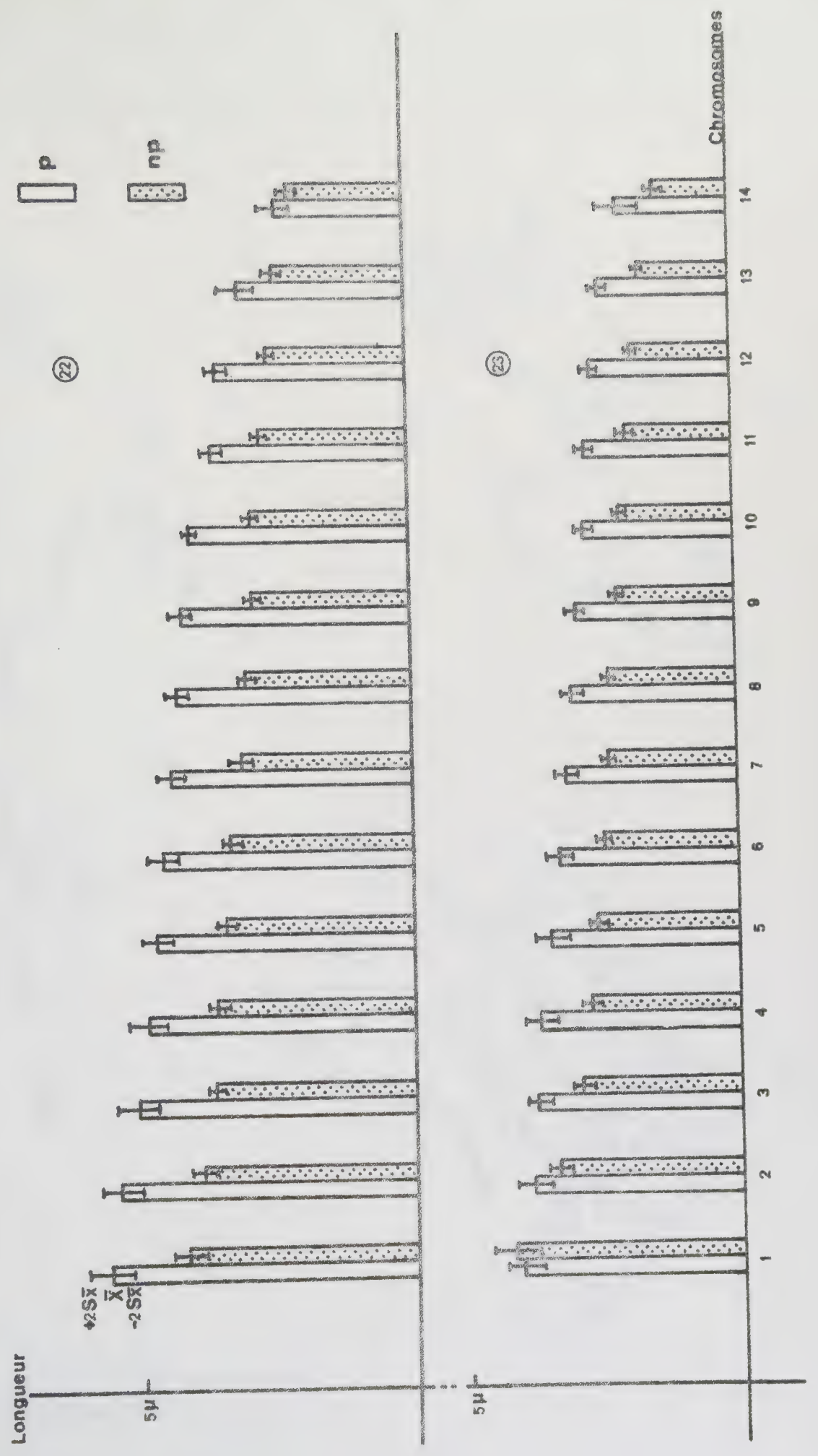
[Faint, illegible text covering the page, likely bleed-through from the reverse side.]

Comparaison graphique des longueurs totales moyennes des chromosomes des formes pruneuses (p) et non pruneuses (np)
 du cytotype tétraploïde

PL.10

Figure 22 : populations calcicoles du Briançonnais

Figure 23 : populations silicicoles du Briançonnais



Plaques métaphasiques de mitoses somatiques montrant des chromosomes B
(indiqués par une flèche)

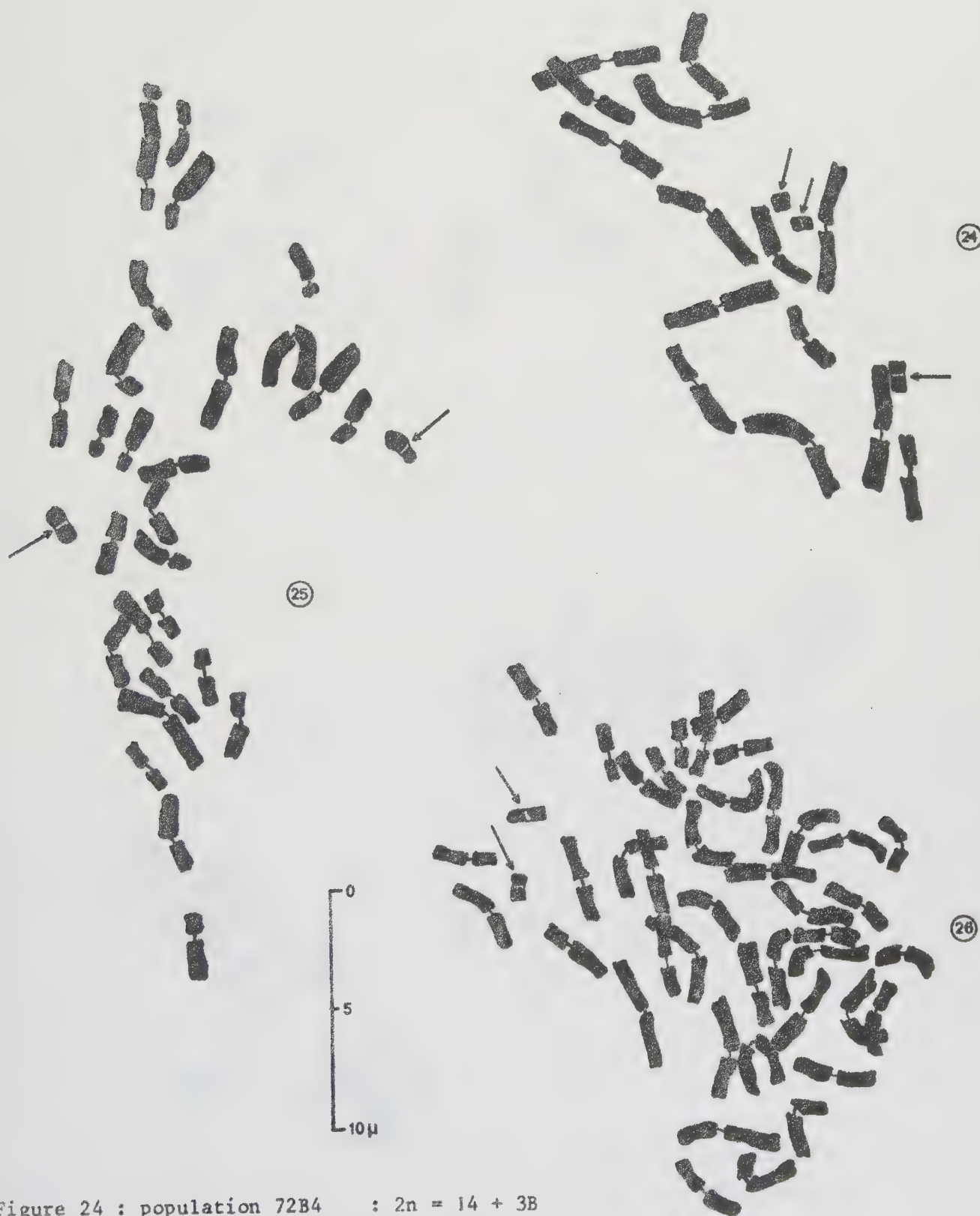


Figure 24 : population 72B4 : $2n = 14 + 3B$

Figure 25 : population 69B35np : $2n = 28 + 2B$

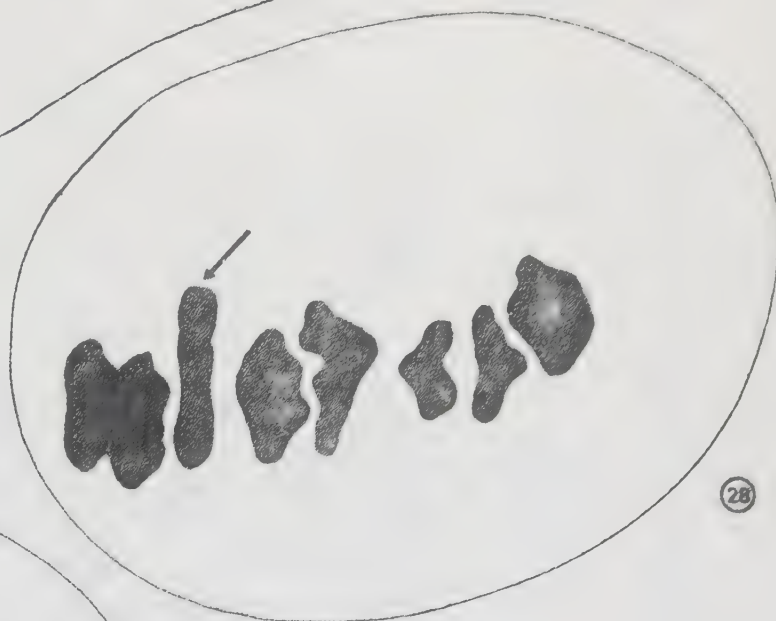
Figure 26 : population 72B2 : $2n = 42 + 2B$

Schémas des métaphase I et anaphase I dans des cellules mères de grains de pollen des cytotypes diploïdes (population 66-22) montrant des chromosomes B (indiqués par une flèche)

PL.12



27



28



29

Figure 27 : anaphase I : $n = 7 + 1$

Figure 28 : métaphase I : $n = 7 + 1$

Figure 29 : métaphase I : $n = 7 + 4$

Figure 30

Variation des caractères histotaxiques chez quelques populations des différents cytotypes (sclérenchyme en noir)

PL.13

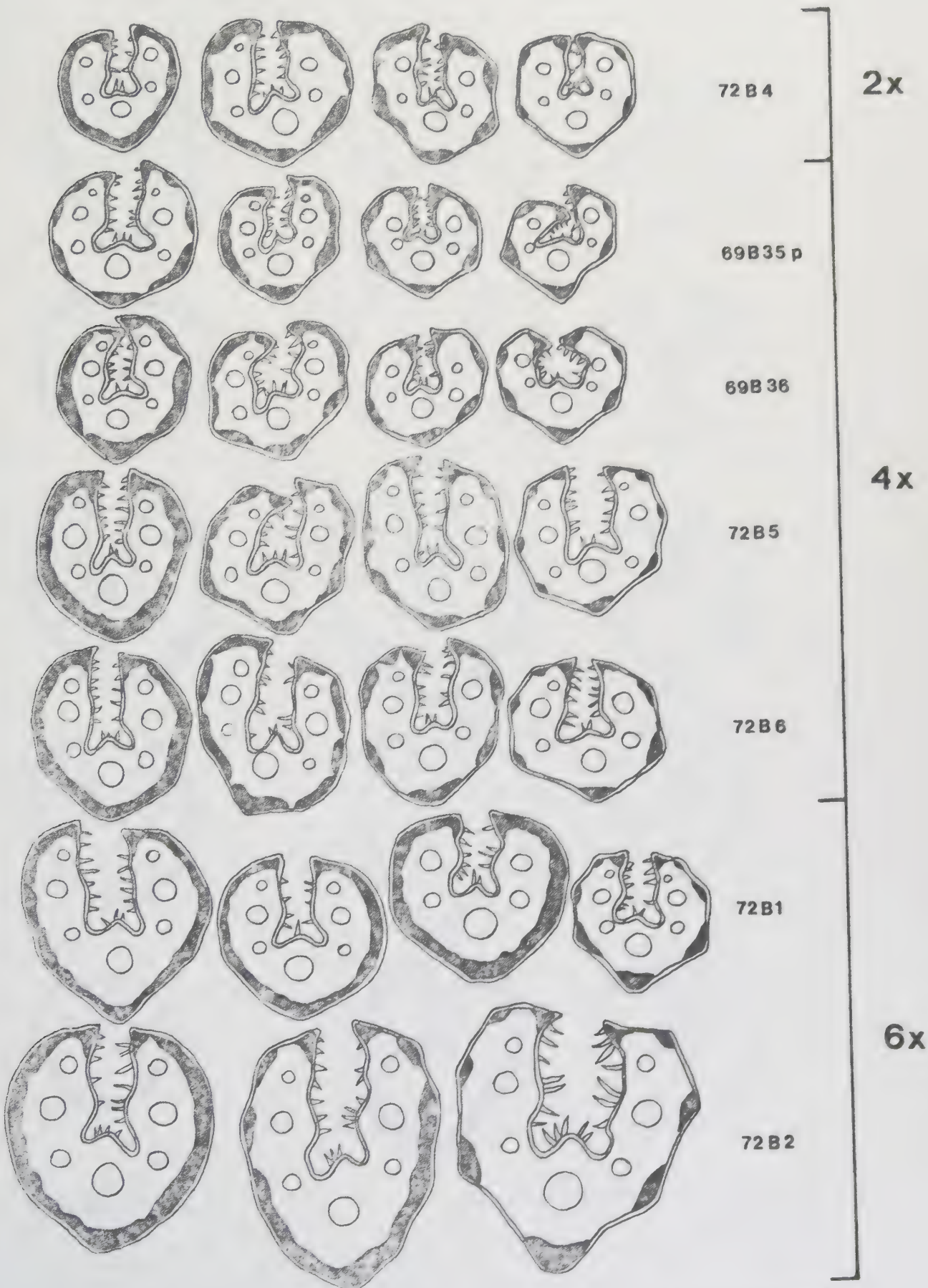
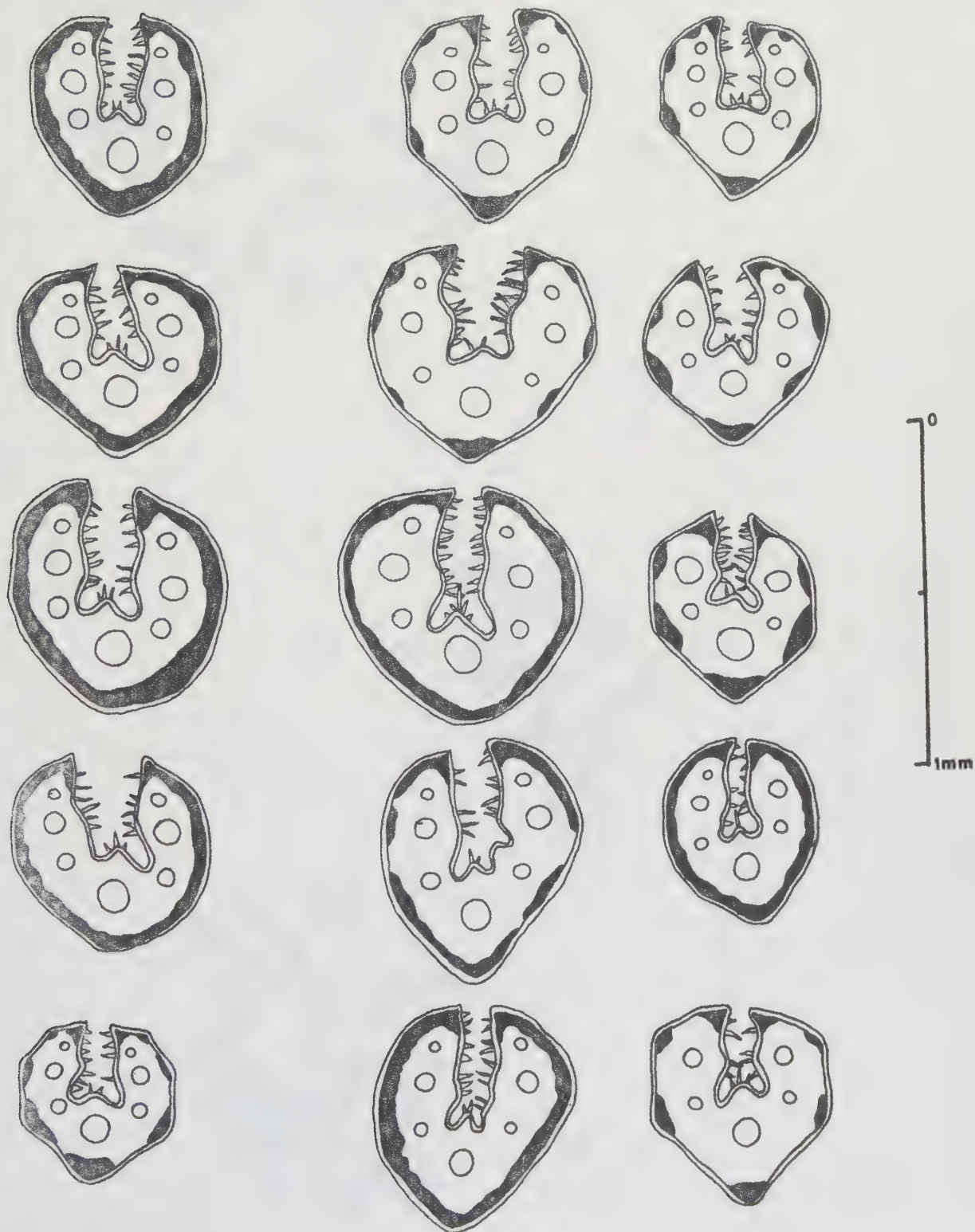


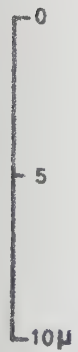
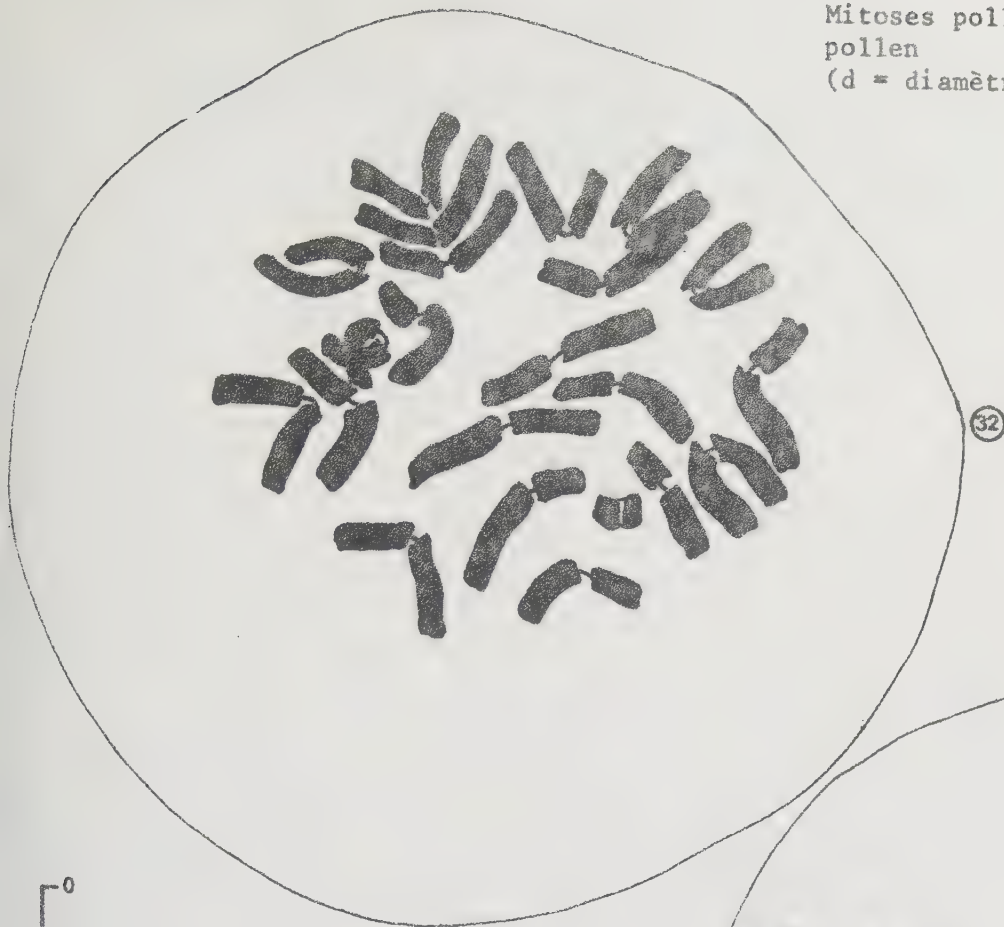
Figure 31 : Variation des caractères histotaxiques entre les individus d'herbier et les individus cultivés en conditions homogènes chez le cytotype hexaploïde (population 72B1)

PL.14

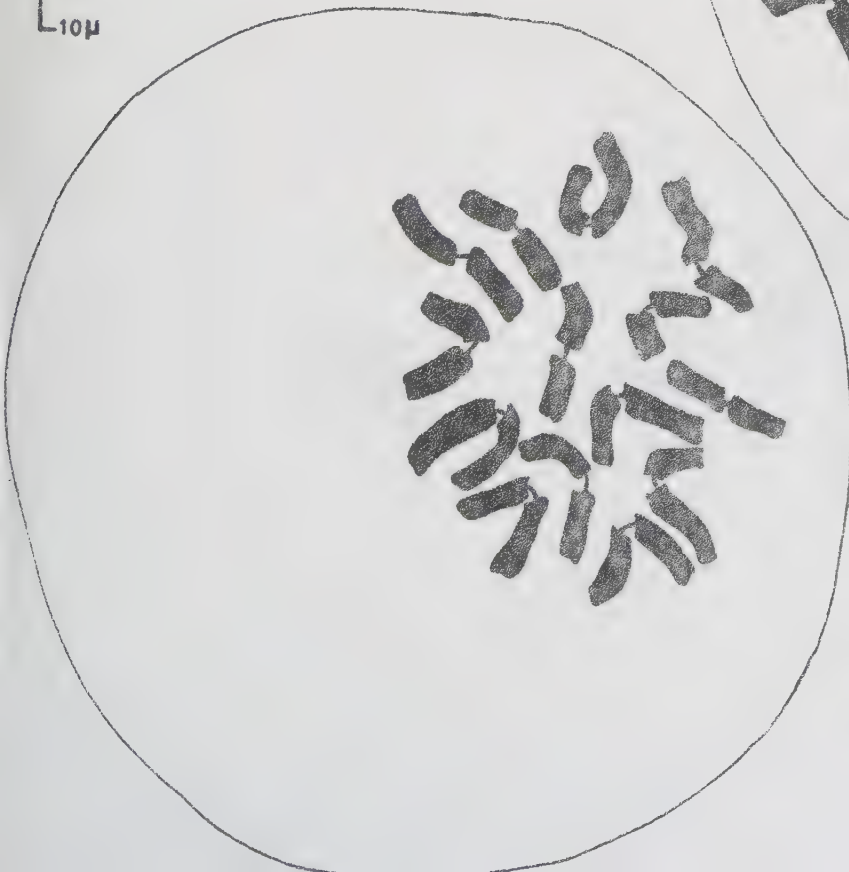
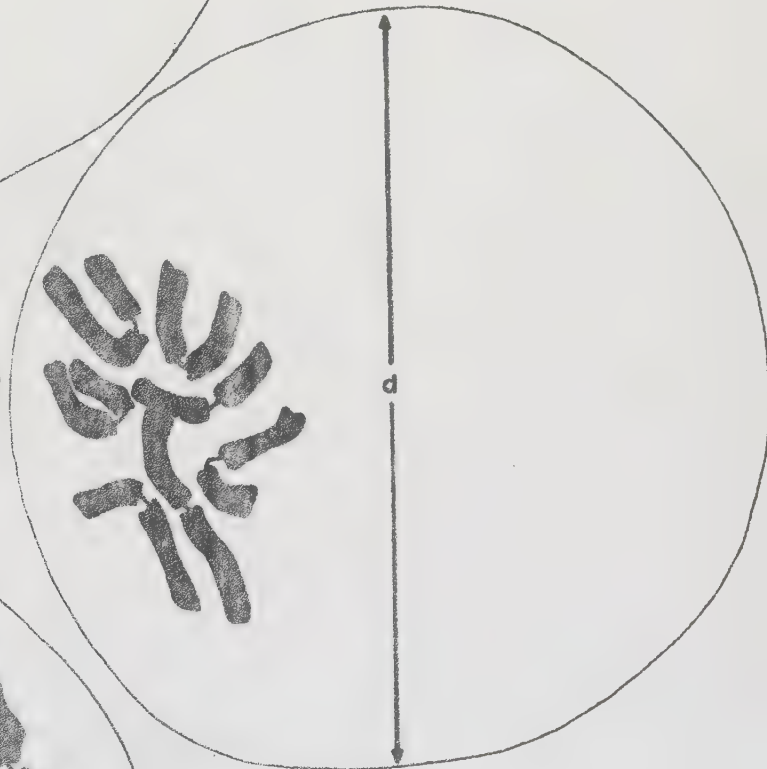


individus d'herbier

individus en culture



33



34

Figure 32 : population 72B1
n = 21 + 1B

Figure 33 : population 72B4
n = 7

Figure 34 : population 72B10
n = 14

Figure 35 - Carte factorielle selon les axes 1-2 d'une analyse portant sur les 280 individus issus de 27 populations. En face de chaque sigle figure le nombre d'individus correspondant à cette position. Les lettres représentent les caractères.



Figure 36 - Carte factorielle selon les axes 1-2 d'une analyse portant sur 18 populations.
Les lettres représentent les caractères.

PL.17

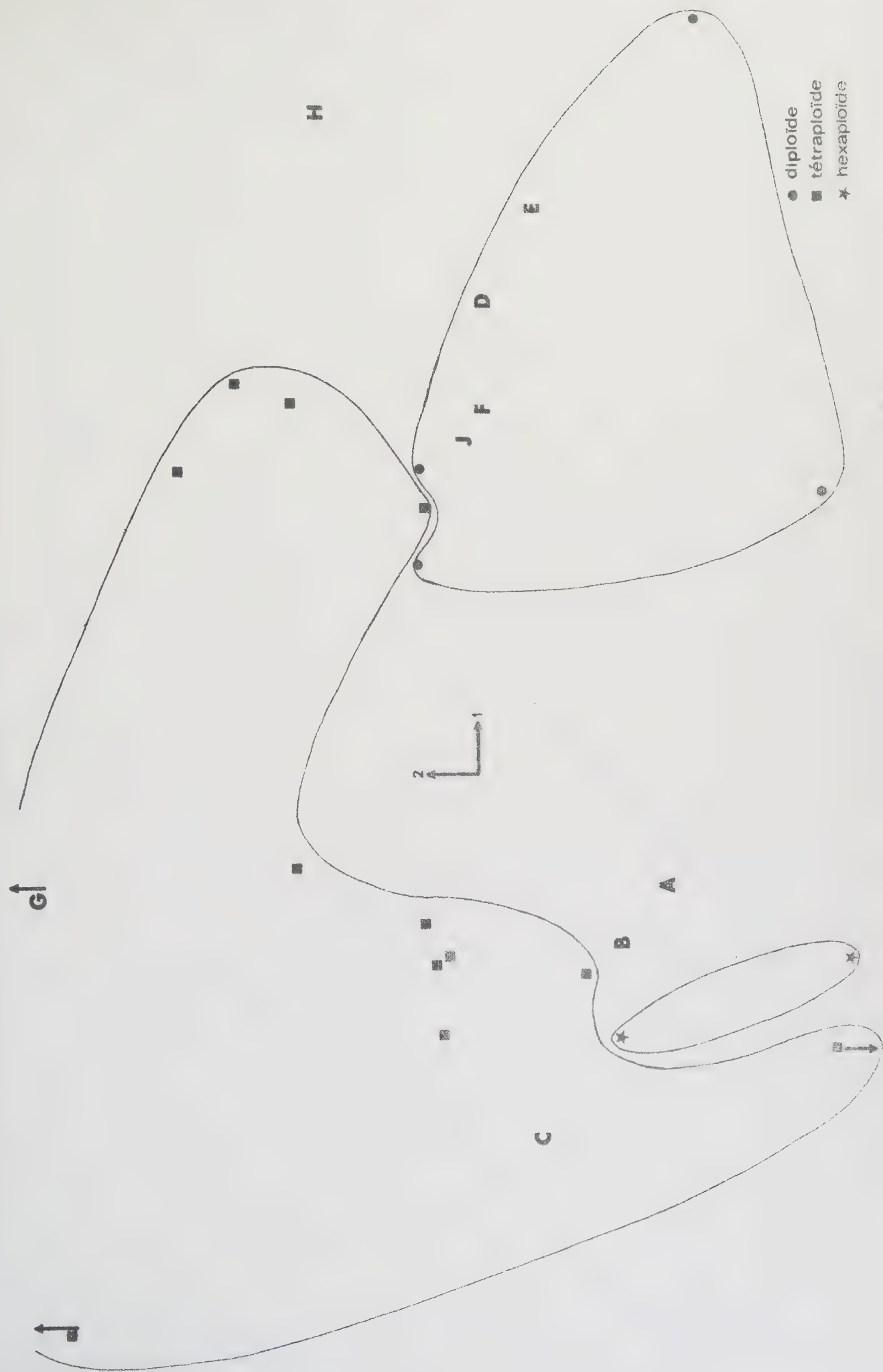


Figure 37 - Carte factorielle selon les axes 1-3 d'une analyse portant sur 18 populations.
 Les lettres représentent les caractères.

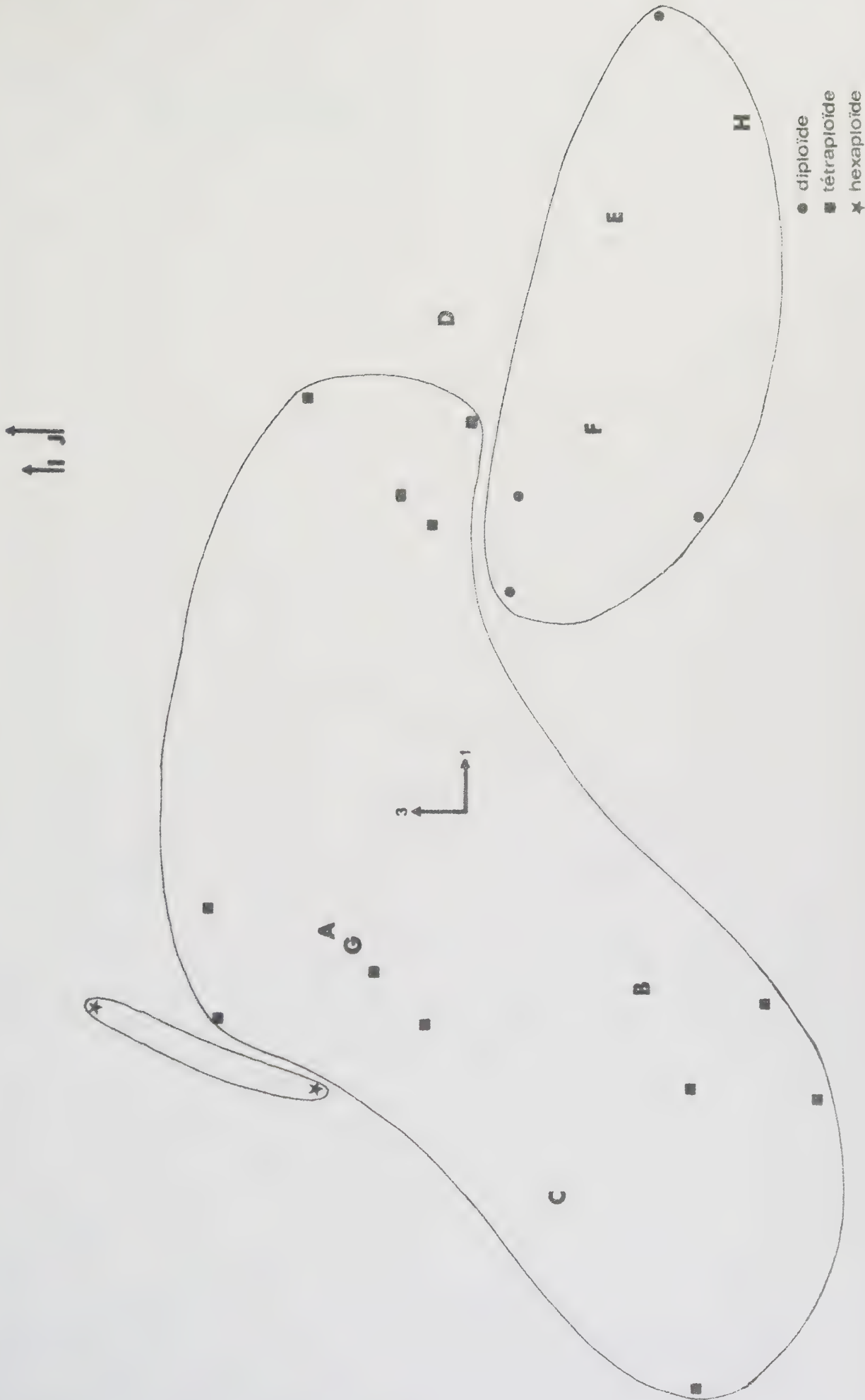


Figure 38 - Carte factorielle selon les axes 2-3 d'une analyse portant sur 18 populations.
Les lettres représentent les caractères.

J

